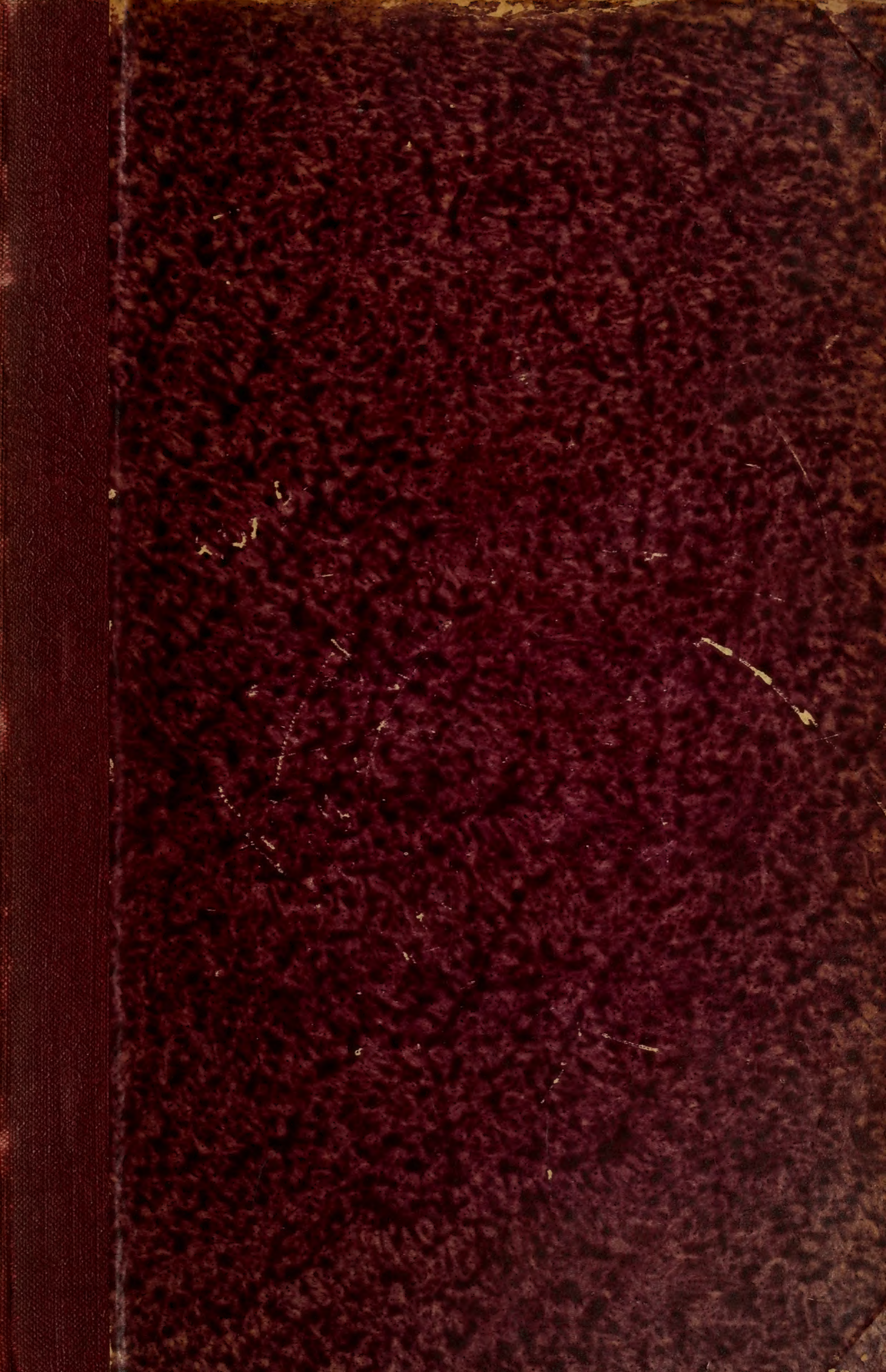
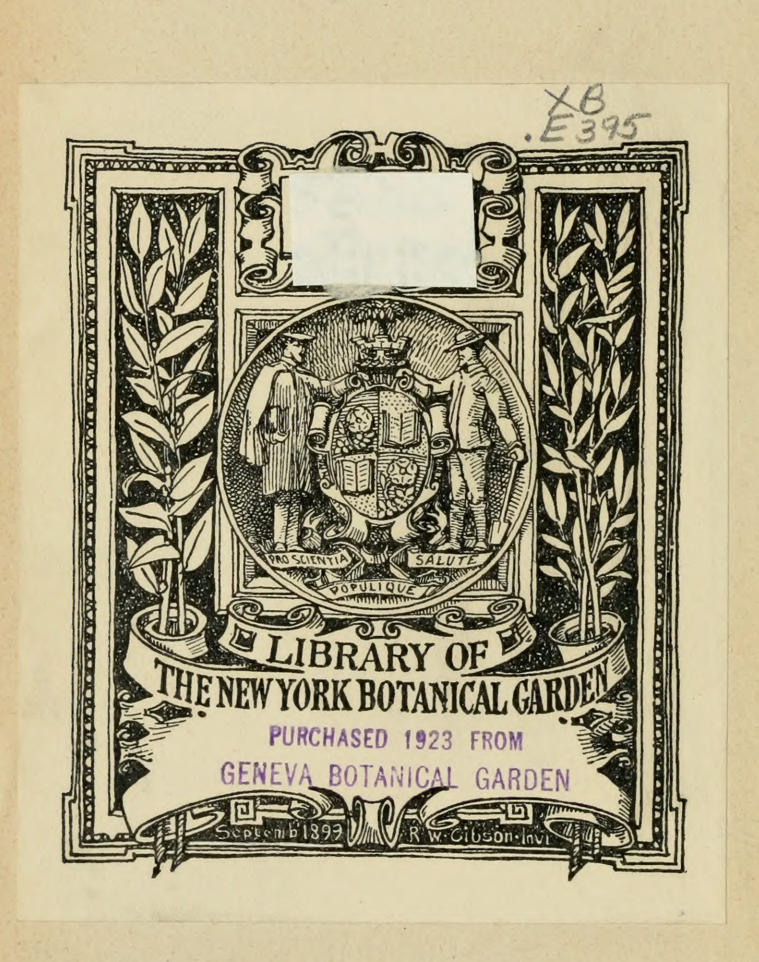



PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
PURCHASED 1923 FROM
GENEVA BOTANICAL GARDEN
R. W. Gibson Invt



# Beiträge

zur

# Biologie der Pflanzen.

Begründet von

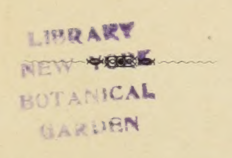
Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

**Dr. Felix Rosen,**
Professor an der Universität Breslau.

## Zehnter Band.

**Mit acht Tafeln.**








**Breslau 1911.**
J. U. Kern's Verlag
**(Max Müller).**

# Inhalt des zehnten Bandes.

## Register zum zehnten Bande.

# Beiträge

zur

# Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

**Dr. Felix Rosen,**
Professor an der Universität Breslau.

**Zehnter Band. Erstes Heft.**
**Mit einer Tafel.**

**Breslau 1910.**
**J. U. Kern's Verlag**
**(Max Müller).**

## Inhalt des ersten Heftes.



# Ueber das phylogenetische Alter des mechanischen Gewebesystems bei Setaria.

Von **Wolfgang Herrmann.**

## Einleitung.

Die Bedeutung eines beliebigen Merkmales für systematische Einteilung wird in der organischen Natur durch das phylogenetische Alter seiner Entstehung bedingt. Nur diejenigen Merkmale, welche durch eine Reihe von Vorfahren hindurch vererbt worden sind, haben systematische Bedeutung. Je länger die Kette dieser Vererbung ist, um so größer wird die Wichtigkeit der betreffenden Merkmale für die systematische, d. h. phylogenetische Einteilung.

Es ist bekannt, daß morphologische Ausbildungen bei der Aufstellung der Systeme, speziell auch der phylogenetischen Systeme, eine hervorragende Rolle spielen[1]), während im Gegensatz dazu physiologische Eigenschaften in ihrer Bedeutung für die Systematik einigermaßen zurücktreten. Dies wird aus der Tatsache verständlich, daß physiologische Ausbildungen „funktionell" zu sein pflegen, dementsprechend der Einwirkung der Außenwelt in hohem Grade unterliegen. Mit der wechselnden Einwirkung kann die funktionelle Abänderung dieser Ausbildungen Hand in Hand gehen und dadurch ein Schwanken der Eigenschaften bedingt werden, welches ihre Verwendung zu phylogenetischer Erkenntnis unmöglich macht.

Dennoch sind, wie bekannt, eine große Anzahl rein physiologischer Merkmale als systematisch wichtige anerkannt. Ich brauche nur an die sogar ganze Reihen der Spaltpilze scheidende Differenz in der Gewinnung von Lebensenergie aus Kohlenstoffverbindungen einerseits (Eubacteriales) und aus Schwefelwasserstoffatmung andererseits (Thiobacteriales) zu erinnern. In der morphologischen Ausbildung der zu diesen verschiedenen Klassen gehörigen Formen wäre kein Grund vorhanden, sie voneinander zu trennen; es ist nur die absolut verschiedene Art des Betriebsstoffwechsels, welche hier zu einer allgemein anerkannten systematischen Einteilung dient.

Auch bei den höheren Pflanzen sind eine Anzahl physiologischer Eigenheiten, besonders physiologisch-anatomischer Natur bekannt,

[1]) cf. auch F. Vesque, De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. B. S. B. France I, XXXVI, 1889, p. 41—77.

welche zweifellos von alters her vererbt sind und deswegen auch große systembegründende Bedeutung besitzen.

Ich weise besonders auf die Differenzen der mechanischen Systeme im Stammbau der Monocotylen einerseits, der Gymnospermen und Dicotylen andererseits hin. Der polystele Bau der Monocotylen, welcher zu dem charakteristischen, unter der Oberfläche gelagerten, für Biegungsfestigkeit vortrefflich geeigneten und der Säulenfestigkeit genügend entsprechenden Festigungsring führt, steht in scharfem Gegensatz zu dem massiven Holzbau der Gymnospermen und Dicotylen, welcher in seiner mechanischen Unzweckmäßigkeit nur dadurch erklärbar wird, daß der Pflanze die Fähigkeit fehlt, die zentralen Stammpartien aufzulösen und das auf diese Weise freiwerdende Material wieder dem Stoffwechsel zuzuführen.

Aus diesem Beispiel geht hervor, daß manche physiologisch-anatomischen Eigentümlichkeiten der Pflanzen sehr wohl, als alt vererbt, Einteilungszwecken dienen können. Auf der Verwertung solcher Merkmale beruht die Disziplin der systematischen Anatomie, die neuerdings wesentlich unsere Erkenntnis von den phylogenetischen Zusammenhängen des Systems zu erweitern imstande war[1]).

Die Betrachtungsweise der systematischen Anatomie ist im allgemeinen eine rein systematische, d. h. sie sucht einerseits Verwandtschaften aufzudecken, andererseits nahe verwandte Formen zu unterscheiden. Beide Zwecke vereinigt das Thema der Arbeit, mit welcher ich mich beschäftigt habe. Eine andere, mehr physiologische und sich besonders an die neuere Richtung der physiognomischen Pflanzengeographie anschließende, anatomische Durchforschung sucht, nicht von systematischen, sondern von physiologischen Prinzipien ausgehend, die funktionelle Eignung bestimmter anatomischer Ausbildung bei verschiedenen Pflanzengruppen zu erforschen.

Die zuletzt bezeichnete Forschungsrichtung ist offenbar die für unsere Erkenntnis von der Bedeutung (Funktion) der Ausbildung wichtigere. Ohne ihre Resultate kann die systematische Betrachtung keine zutreffenden Ergebnisse liefern, aber die systematische Betrachtung hat den Vorteil der historischen Anschauungsweise; sie lehrt uns, welche Merkmale neuerdings entstanden, welche altvererbt sind, sie zeigt vor allem auch, wo Konvergenzerscheinungen und wo Divergenzerscheinungen bei der Ausbildung vorangehen.

Wenn ich oben auch gesagt habe, daß diese historische Betrachtung selbstverständlich die Grundlage jeder systematischen Pflanzenanatomie ist, so ist doch merkwürdigerweise die Frage nach dem

---

[1]) Vgl. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotylen, p. 1—15.

phylogenetischen Alter bestimmter Einrichtungen noch niemals in ausgedehnter Weise behandelt worden.

Überall dort, wo uns innerhalb einer enggeschlossenen systematischen Gruppe anatomische Unterschiede entgegentreten, müssen diese selbstverständlich jung sein. Dementsprechend läßt sich aus einer systematischen Anatomie nicht nur die Frage beantworten, wie die endomorphen Erscheinungen zu systematischen Zwecken verwendet werden können, sondern das Alter der Merkmale muß aus der den gesamten exomorphen und endomorphen Charakteren entnommenen Einteilung gleichfalls ablesbar sein.

Auf Anregung des Herrn Prof. Mez habe ich versucht, nach systematischer Durcharbeitung der den Paniceen zugehörigen Gattung *Setaria* und nach Erforschung der anatomischen Verhältnisse dieser Gattung speziell das relative phylogenetische Alter der hier auftretenden mechanischen, also anatomisch-physiologischen Gewebe in ihrer Zusammensetzung und Anordnung festzustellen. Die Systematik war hierzu nur die unumgänglich nötige Grundlage, das Hauptgewicht meiner Untersuchung lag in der physiologischen Frage, nach der Variationsfähigkeit der mechanischen Gewebe innerhalb der Pflanzen.

Mit diesen Untersuchungen schließe ich mich an große Forschungsreihen an, welche von der physiologischen Zoologie bezüglich der Variation und funktionellen Ausgestaltung des Knochenskeletts, besonders der höheren Tiere vorgenommen worden sind.

Um die Resultate meiner Untersuchungen gleich im Anfang darzulegen, habe ich gefunden, daß Anordnung und Ausbildung der mechanischen Gewebe in den Blättern der untersuchten Gattung *Setaria* im großen Ganzen übereinstimmend sind. — Zu erwägen wird sein, ob diese Gleichheit der funktionellen Gleichmäßigkeit der Beanspruchung der Blätter entspricht oder ob hier phylogenetische Gleichheit in Frage kommt. Bezüglich der Blätter von *Setaria* bin ich deswegen zu keinem, das Thema meiner Arbeit klar beantwortenden Schlusse gelangt.

Bei den Stämmen des untersuchten Formenkreises dagegen zeigten sich relativ sehr große und teilweise prinzipielle Unterschiede in der Ausbildung resp. Anordnung der mechanischen Gewebe, und zwar entsprachen diese Verschiedenheiten in keiner Weise den nach Blütenmerkmalen gemachten Einteilungen.

Die sich rasch aufdrängenden Zweifel, ob in diesem Fall wirklich die Blütenbildung die Verhältnisse eines natürlichen Systems, d. h. die Phylogenie widerspiegeln, konnten dadurch beseitigt werden, daß sich zeigen ließ, daß bei verschiedenen Exemplaren ein und derselben Spezies sehr große Differenzen bezüglich des anatomischen Stammbaues in physiologischer Beziehung vorhanden waren. So konnte das

klare Ergebnis gewonnen werden, daß wenigstens im untersuchten Formenkreis die physiologisch-anatomische Ausbildung und Anordnung des mechanischen Systems im Stamm allerjüngsten Datums ist. Über das absolute Alter kann ich freilich nichts aussagen. Wenn ich von alten oder von jungen Ausbildungen spreche, so geschieht dies in dem Sinne, in welchem diese relativen Bezeichnungen aufeinanderfolgender Perioden in der Geologie gebräuchlich sind.

Ich werde meine Arbeit im folgenden so gliedern, daß ich zunächst theoretische Betrachtungen über den Stammbau der Gramineen im allgemeinen anstelle, sodann über die Resultate meiner an der Gattung *Setaria* vorgenommenen anatomischen Untersuchungen des Stengels betreffs der mechanischen Gewebe berichte. In einem weiteren Abschnitte werde ich eine Gruppierung der verschiedenen gefundenen Typen vornehmen.

Sodann werden im darauffolgenden Teile die anatomischen Befunde bezüglich der Blätter von *Setaria* dargelegt und abermals eine Zusammenstellung in Gruppen gegeben werden.

Im letzten Abschnitt werde ich das morphologische System der Gattung *Setaria* geben und versuchen, Beziehungen zwischen meinen nach anatomischen Befunden gebildeten Gruppen und dem System aufzudecken.

## 1. Der Stammbau der Setariaarten.

### I. Theoretische Betrachtungen über die Festigkeitsverhältnisse des Halmes der Gräser.

Die Grundlage der Kenntnis über die Ausbildung und Anordnung der mechanischen Gewebe und über die Erfüllung der funktionellen Zwecke durch dieselben verdanken wir Schwendener[1]). Er hat zuerst auf die mechanischen Einrichtungen der Grasstämme aufmerksam gemacht, seine Resultate werden von ihm selbst wie von Haberlandt[1]) in folgender Weise dargestellt: Im allgemeinen ist der Stamm der Monokotylen mechanisch als hohle Säule anzusehen, d. h., es handelt sich bei den biegungsfesten Konstruktionen desselben um die

---

[1]) S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, pag. 1—39. — Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, p. 141/177. — Auf gleicher Basis stehen Ambronn, Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms, Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XII, p. 473/75. — Tschirch, siehe in Jahrb. für wissensch. Botanik, Bd. XVI, p. 303/334. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, p. 55/60. — Potonié, Das Skelett der Pflanzen, Kosmos II, 1882.

Tatsache, daß bei gleichem Materialverbrauch[1]) eine hohle Säule größerer seitlicher Inanspruchnahme gewachsen ist als eine volle[2]).

Bezüglich der mechanischen Auffassung der Gewebe im monokotylen Stamm finden wir nun — ein Gegensatz, auf den meines Wissens bisher noch nicht aufmerksam gemacht worden ist — zwei verschiedene Ansichten. Bei beiden wird zur Erklärung seiner Biegungsfestigkeit die Wirksamkeit der I-Träger herangezogen, welche im wesentlichen darauf beruht, daß bei der Biegung des Systems die Oberseite unter Zug, die Unterseite unter Druck steht, während die mathematische Mittelebene keiner Inanspruchnahme ausgesetzt ist. Wir finden dementsprechend beim I-Träger als mechanischer Konstruktion die Oberseite als Zuggurtung, die Unterseite als Druckgurtung in besonders starker Weise ausgebildet, während die Mitte zwischen beiden durch mechanisch minderwertiges Material, die sogenannte Füllung, eingenommen wird[3]). Doch erscheint es zweifelhaft, ob diese Anordnung bezüglich der Füllungen durch wesentlich elastisches Material (z. B. Holz, bei Pflanzen lebende Zellwände) überhaupt zutreffend ist[4]).

Wir haben nun scharf zu unterscheiden zwischen Ansichten, die den ganzen Stamm, und zwischen solchen, die die einzelnen Gefäßbündel als I-Trägersystem ansehen.

Im ersten Fall wird die Biegungsfestigkeit derart auf die I-Trägerkonstruktion zurückgeführt, daß als Gurtungen sich in der Angriffslinie der zufällig herrschenden biegenden Kraft gegenüberliegende, durch den Durchmesser des Stammes getrennte Sklerenchymteile angesehen werden, während als Füllung das ganze Innere des Stammes (kurz gesagt: der Markteil desselben) in Frage kommt. Dieses Verhältnis könnte im Großen und Ganzen bei allen vollen Monokotylenstämmen (Palmen etc.) in Wirkung kommen, wie aus der hier von mir reproduzierten Figur aus Haberlandt[5]) zu erkennen ist.

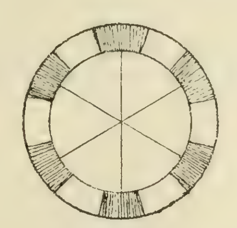


Fig. 1.
I-Trägerwirkung bei vollen Monokotylenstämmen nach Haberlandt[5]).

---

[1]) Dagegen Detlefsen in „Über die Biegungsfestigkeit in Pflanzenteilen" I—II: „Die Herstellung der erforderlichen Steifheit findet durchaus nicht immer mit möglichst geringem Materialaufwand statt". Arb. d. Botan. Instituts zu Würzburg III, p. 159.

[2]) Schwendener, Vorlesungen über das mechanische Problem in der Botanik, p. 11/13.

[3]) Ebenda, p. 13/17.

[4]) Siehe hinten p. 10.

[5]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, p. 154/155. — Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, p. 40 ff.

Aus der Darstellung geht hervor, daß diese Anschauung bezüglich hohler Stämme nicht bestehen kann, weil bei ihnen die Füllung zwischen den sich gegenüberliegenden Gurtungen fehlt und durch Zerlegung der biegenden Kräfte in der Innenhöhlung tangential ersetzt werden muß. Ebenso wird diese Anschauung hinfällig, wenn der Stengel, der kurz unter der Rhachis voll ist, weiter unterhalb hohl wird, was beispielsweise von mir bei *Setaria* öfter beobachtet wurde.

Würde nun aber die fehlende Füllung nicht durch tangentiale Zerlegung der Biegungskräfte ersetzt, so müßten, wie unten gezeigt wird, bei Fehlen der unlösbaren Verkittungsebene zwischen den beiden Gurtungen des Trägers Einzelverschiebungen desselben und, bei jeder Biegung des Stammes, ganz wesentliche Zerrungen seiner Teile eintreten.

Aus dem Dargestellten erhellt, daß wir den hohlen Grashalm nicht nach dem allgemeinen mechanischen Prinzip des I-Trägers, sondern nach einer Abart desselben, nämlich nach dem Prinzip der hohlen Säule zu verstehen haben.

Die andere Anschauung über die mechanische Wirksamkeit der Stränge in monokotylen Stämmen ist die hauptsächlich von Schwendener betonte, wonach als I-Trägersysteme nicht die gegenüberliegenden Teile des ganzen Stammes, sondern durch Füllungen mit einander gepaarte Sklerenchymbündel derselben Stammseite aufzufassen sind. Zu dieser Anschauung wird Schwendener wohl hauptsächlich durch die Unmöglichkeit gebracht, bei Fehlen einer Füllung (bei den hohlen Stämmen) die I-Trägerwirkung durch den ganzen Stamm hindurch anzunehmen. Auch schließt sich die Ansicht, wonach die Biegungsfestigkeit monokotyler Stämme durch enganeinanderliegende I-Trägersysteme bedingt wird, hauptsächlich an die so vortrefflich biegungsfest gebauten Brückenkonstruktionen, z. B. der Grasblätter an. Die Auffassung der einzelnen Sklerenchymbündel des Grasstammes als I-Trägerkonstruktion, deren Füllung teils aus Parenchym, teils aus Gefäßbündelgewebe bestehen würde, hätte nun bei theoretisch klarer Entwicklung zur Voraussetzung, daß jedem peripheren Sklerenchymbündel mindestens ein zentralwärts auf demselben Radius gelegenes entsprechen würde. Dies ist aber nicht der Fall, wie die vorstehende naturgetreue Wiedergabe eines dieser Querschnitte (von *Setaria verticillata* P. B. fa. *ambigua*) zeigt.

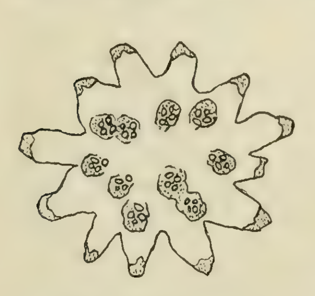


Fig. 2 (vergr. 30 : 1). *Setaria verticillata* P. B. fa. *ambigua*, Querschnitt der Achse.

Dabei ist, wie bekannt, die Gefahr sehr groß, daß bei Belastung eines Systems nicht gleichmäßige Biegung, sondern ein Ausweichen eines Teils stattfindet. Dieser mechanische Fehler wird durch aus dem Radius herausfallende Paare der I-Trägerkonstruktion geradezu herausgefordert; daraus geht hervor, daß die Grasstämme, wenn sie nach dem I-Trägerprinzip beurteilt werden müßten, keineswegs funktionell zweckmäßig gebaut wären.

Im übrigen muß darauf hingewiesen werden, daß eine I-Trägerkonstruktion um so leistungsfähiger ist, je weiter auseinander die Gurtungen (natürlich innerhalb gewisser Grenzen) liegen. Wenn wir aber nur um Bruchteile von Millimeter voneinander getrennte Bündel als Gurtungspaare betrachten, so dürfen wir die Kombination so kleiner I-Trägersysteme nicht als sehr wirkungsvoll ansehen.

Es wurde jedoch schon erwähnt, daß die mechanischen Elemente des Grasstammes keineswegs radial angeordnet sind, sondern im Gegenteil bei genauer Untersuchung in allen Fällen, mehr oder weniger ausgesprochen, auf die Lücken treten. Damit ist eine mechanische Konstruktion geschaffen, welche den Druck seitlich fortzuleiten, d. h. die radialen Drucklinien in ihre tangentialen Komponenten zu zerlegen geeignet ist.

Mit anderen Worten: Die Biegungsfestigkeit des hohlen Grasstengels wird nicht durch Realisierung einer reinen I-Trägerkonstruktion, sondern durch Ausbildung einer Torsionsstruktur bewirkt.

In der Natur zeigt jede Beobachtung eines höheren, alleinstehenden, mit größeren Blättern versehenen und im Winde schwankenden Grashalmes, daß tatsächlich mit jeder Bewegung Torsion verknüpft ist.

Schon die zweizeilige Beblätterung der Gräser führt zu diesem Effekt, denn ein zweizeilig beblätterter Halm wird selbst bei vollkommen symmetrischer Ausbildung seiner gesamten Anhangsteile nur durch 4 mathematisch genau ankommende Windrichtungen in reinen Biegungszustand versetzt, während alle anderen Windrichtungen neben der Biegung auch Torsion bewirken müssen.

Da aber ferner eine völlig symmetrische Ausbildung der Blätter eines Grashalmes sich niemals findet, ist in der Natur tatsächlich jede Biegung eines Grashalmes mit Torsion verknüpft, weil die angreifende Kraft stets auf unsymmetrisch angeordnete Flächen wirkt.

Daraus geht hervor, daß die hohle Ausbildung des Grashalms funktionell an sich zweckmäßig ist, denn bei einem Hohlorgan müssen die einwirkenden Kräfte in tangential wirkende zerlegt werden, von denen ein Teil sich als Druck fortpflanzt (a), der andere als Torsionskraft wirkt (b); ein zentrales Mark würde, wie oben dargestellt, auch wenn es vorhanden wäre, als Füllung mechanisch ohnehin kaum —

nämlich nur durch die in Figur 3 durch unterbrochene Linien angedeuteten Kräfte — in Anspruch genommen werden. Diese Figur stellt den Gang der Kräfte in solchen Organen dar.

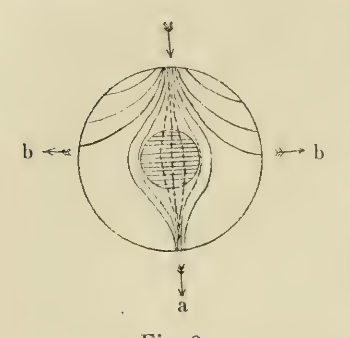



Fig. 3.
Zerlegung der einwirkenden Kraft in hohlen Stämmen.

Daß in einzelnen Spezialfällen (z. B. *Saccharum officinarum, Zea Mays*) auch in der Familie der Gramineen das zentrale Mark behufs Aufnahme von Reservematerial trotzdem ausgebildet wird, hat mit diesen mechanischen Betrachtungen nichts zu tun.

Sind unsere bisherigen Deduktionen richtig, d. h. werden die biegenden Kräfte, die auf einen Grasstengel einwirken, zum großen Teil in tordierende, tangential wirkende zerlegt, so haben wir uns den mechanischen Aufbau des Grasstengels, d. h. die mechanische Zusammengehörigkeit seiner Stereomteile nicht in radialen, sondern in tangentialen Linien zu denken. Das mechanische Gewebe des hohlen Grasstengels zerlegt sich theoretisch in eine Anzahl ineinandergestellter Hohlzylinder.

So wurden von mir bei der Gattung *Setaria* z. B. drei solcher Systeme beobachtet:

Das äußere System (I) wird uns gegeben durch die an den äußeren Kanten längs des Stengels verlaufenden einzelnen Sklerenchymstränge, das innerste (II) durch entweder isoliert verlaufende oder zu einem geschlossenen Zylinder (auf dem Querschnitt: Ring) konjugierte Gefäßbündelstränge mit ihren nach außen zu konvexen Sklerenchymscheiden, ein drittes zwischen diesen beiden durch im Grunde der Riefen entlanggehende Belege (III). Außerdem befinden sich in allen zu besprechenden Formengruppen innerhalb des inneren Ringsystems noch unregelmäßig verteilte, isolierte Gefäßstränge (IV).

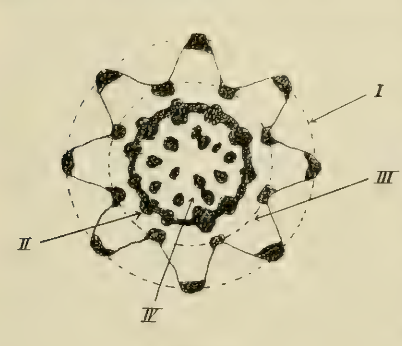



Fig. 4.
Die Anordnung der mechanischen Gewebe bei der Gattung *Setaria*.

Die Deutung der mechanischen Gewebe im Stamm von *Setaria* und anderen Gramineen nicht als kombinierte I-Trägerkonstruktionen, sondern als torsionsfeste Mechanismen ist wesentlich gestützt durch die sowohl bei *Setaria* als auch bei vielen anderen Gramineen leicht

zu machende Beobachtung, daß sich schon in der Anordnung der Sklerenchymstränge Torsionsfestigkeit ausspricht. Die Stränge verlaufen nicht senkrecht, sondern schräg aufsteigend spiralig.

Daß ich nicht bei allen Exemplaren der *Setaria*-Formen die Beobachtungen in gleicher Deutlichkeit machen konnte, läßt sich auf den Umstand zurückführen, daß die Pflanzen für das Herbar in lebendem Zustande gepreßt und nachher so befestigt wurden, daß sich der bei im Freien getrockneten Pflanzen beobachtete spiralige Verlauf der Stränge nicht mehr einstellen konnte.

Dieses Bestreben der Stengel, tordiert zu trocknen, derart, daß die Kanten steilspiralig verlaufen, beruht nur darauf, daß die mechanischen Elemente im Grasstamm spiralig verlaufen. Die Funktion dieser Anordnung ist, die stets mit einer drehenden Komponente verknüpfte Druckwirkung des Windes unschädlich zu machen. Man könnte sonst nicht einsehen, warum die mechanischen Stränge sich beim Austrocknen gerade spiralig zusammendrehen sollten und nicht ebensogut anders, z. B. genau parallel der Hauptachse.

Ganz im Gegensatz zu unserer Ansicht sieht Detlefsen in seiner Arbeit über die Biegungselastizität von Pflanzenteilen bei der Aufzählung der Veränderungen eines gebogenen Körpers völlig von den Drehungen und den sich daraus ergebenden Torsionsspannungen ab[1].

Daß nicht nur in Grashalmen torsionsfähige mechanische Einrichtungen bestehen, ist sicher. Inwieweit die wohlbekannte Erscheinung, daß in Baumstämmen sehr vielfach ein schräg aufsteigender Faserverlauf beobachtet wird, (dieser macht sich durch spiraligen Holzbau besonders an Gebirgsbäumen sehr häufig auffällig und führt zu schräg ansteigenden Frostrissen des Holzes), auf den gleichen Zweck zurückzuführen ist, sei dahingestellt. Es ist aber die Vermutung wohl gestattet, daß drehende Kräfte auch auf den Baumstamm einwirken werden, der somit nicht lediglich auf Biegungsfestigkeit gebaut sein wird.

Mit getrockneten, besonders dünnen und zähen Gräsern, an denen deutlich die spiralige Struktur ihrer Oberfläche erkennbar geworden ist, stellte ich Biegungsversuche an; diese gelangen soweit, daß ich sie mehr als um 360° biegen konnte. Hob ich dagegen die Spiralstruktur der Stengel durch entgegensinnige Torsion gewaltsam auf, bis die Kanten und Riefen parallel zur Hauptachse verliefen, so knickten sie sehr bald bei einem erneuten Biegungsversuche, — ein Beweis für das Vorhandensein torsionsfester Konstruktion in ihnen.

Zu den oben angeführten Bedenken gegen die Anwendung der I-Trägerkonstruktion für Grasstämme füge ich noch das Folgende

---

[1]) E. Detlefsen, Arbeiten d. botan. Institutes zu Würzburg 1888, Bd. III, p. 145.

hinzu: Es ist kaum zu denken, daß das als „Füllung" herangezogene, zarte Gewebe zwischen den Sklerenchymgurtungen auch nur den allergeringsten Widerstand leisten, seinen Zweck, jene fest miteinander zu verbinden, erfüllen könnte.

Diesen Einwurf gegen die in der Botanik allgemein gebräuchlichen Anschauungen über I-Trägersysteme, deren Gurtung als Sklerenchym, deren Füllung wenigstens partiell aus Parenchym besteht, mache ich in ganz allgemeiner Weise; er bezieht sich nicht nur auf die in Grasstämmen auftretenden Verhältnisse. Um diese dem Botaniker im allgemeinen ferner liegenden Verhältnisse zu verstehen, sei zunächst der massive, einseitig festgehaltene und an seinem freien Ende belastete Balken, wie ihn Schwendener seinen Betrachtungen zugrunde legt, ins Auge gefaßt. Bei ihm bleibt bekanntlich die Mittellinie a von den bei der Biegung in verschiedener Richtung wirkenden, oberseits dehnenden, unterseits stauchenden, Kräften unberührt. Voraussetzung für dieses Verhalten ist vollkommene und gleichmäßige Kohäsion der Teile dieses Balkens. Bei dem im mechanischen Aufbau der Pflanzen gegebenen, bisher allgemein als I-Trägersysteme angesehenen Verhältnissen aber ist diese gleichmäßige Kohäsion in Wirklichkeit nur relativ selten gegeben. Sie tritt z. B. in Blättern auf, wenn „durchgehende", von Oberseite zu Unterseite sich massiv fortsetzende Sklerenchymstreben vorliegen. Ist dagegen zwischen die „Gurtungen", z. B. die beiderseitigen Sklerenchymstränge eines Gefäßbündels, auch noch anderes Material eingeschoben, grenzen speziell irgendwo, wie dies tatsächlich fast allgemein der Fall ist, an die Sklerenchymbündel dünnwandige Parenchymzellen, so können diese nicht als Füllung angesehen werden.

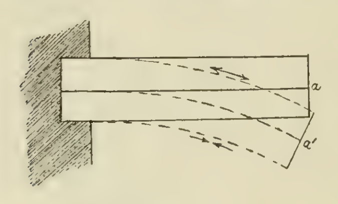



Fig. 5.
Biegung eines massiven, einseitig festgehaltenen Balkens (siehe Text).

Welche Verhältnisse dann bei Biegung eintreten, zeigt die nebenstehende Figur.

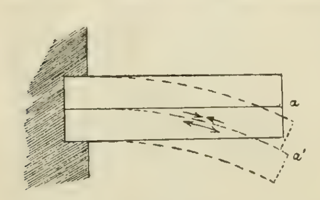



Fig. 6.
Biegung eines in horizontale Lamellen zerlegten Balkens (siehe Text).

Hier ist an Stelle der Mittelebene a der Figur der Balken durchgeschnitten. Es ergibt sich bei der Biegung, daß bei Aufhebung der Kohäsion gerade in der vorher nicht in Anspruch genommenen Ebene a die intensivste Inanspruchnahme stattfindet. Denn nun ist an der Berührungsebene der obere Balken verkürzt, der untere verlängert. Daraus resultieren Zerrungserscheinungen, die eine Addition der Kräfte darstellen.

Macht man sich klar, daß diese Zerrungen auf Parenchymzellen mit zwar elastischen, aber in ihrer Zerreißfestigkeit nicht besonders

ausgebildeten Membranen wirken, so ist leicht einzusehen, daß derartige Zellen zwischen Sklerenchymbalken nicht als „Füllung“ im mechanischen Sinne wirken können. Daraus folgt weiter, daß auch die Sklerenchymbalken keine „Gurtungen“ in diesem Sinne, das Ganze keine I-Trägerkonstruktion darstellt.

Spricht man dagegen die Anordnung der Sklerenchymstränge als Torsionseinrichtungen an, so wirken sie im Gegensatz zu den beiden oben erörterten Anschauungen bezüglich der Kombination der I-Trägersysteme, wo bei Biegung des Halmes immer nur zwei oder weniger in Funktion treten, alle gleichzeitig mit, eine Wirkung, die um so mehr vergrößert wird, je näher die Elemente aneinanderrücken, die ihr Maximum erreicht, wenn sie zu zusammenhängenden Zylindern geschlossen werden.

Ist diese Anschauung richtig, so muß sie auch im morphologischen Bild des Querschnitts eines Grasstammes ihre Bestätigung finden. Sie fordert, daß die Sklerenchymbündel in tangentialer Richtung näher beisammen liegen, als in radialer. Dies ist tatsächlich der Fall. Die Sklerenchymbündel des Grasstammes lassen sich viel leichter in konzentrische Kreise als in radiäre Linien anordnen, weil sie tangential geringeren Abstand haben als radial. Entweder sie schließen sich wirklich zu Zylindern zusammen, oder sie sind theoretisch leicht als solche zu verstehen. Dabei fällt die beim I-Träger (wie oben dargestellt wurde) sehr erhebliche Schwierigkeit der mechanischen Ungleichartigkeit der Sklerenchym- und Parenchymelemente hier fort. Denn diese theoretisch zu konstruierenden Hohlzlinder werden wesentlich auf Druck in Anspruch genommen; die Druckfestigkeit der Parenchymzellen aber ist reichlich genügend, alle nötige Beanspruchung auszuhalten, wenn nur keine Zerrung dazu kommt. Zerrungen aber sind durch die langgestreckten, sehr zerreißfest gebauten Faserbündel ferngehalten.

Die beim geschilderten Versuche gemachte Erfahrung, daß der torsionsfest gebaute, mit schräg spiralig ansteigenden Sklerenchymbündeln versehene Grashalm große Biegungsfestigkeit im tordierten, geringere im nicht tordierten Zustand besitzt, ist leicht zu begründen: Es ist ein großer Gegensatz, ob man es mit schraubiger, oder konstant-paralleler „Faserung“ zu tun hat. Die erstere verleiht eine bedeutend höhere Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Einflüsse als die konstant parallele. Als Beispiel aus der Technik der Spinnerei und Seilerei kann ein torsionsfest gebautes Tau oder Seil dienen. Hier sind die direkt parallel gezogenen Fasern bedeutend leichter aufspaltbar, d. h. sie ziehen sich bei Längszug, an den anderen vorbeigleitend, heraus, falls nicht netzartige Anastomosen vorhanden sind. Bei gedrehten Seilen dagegen wirkt der axiale Längszug weder in der

Richtung der Fasern noch quer dazu, sondern trifft nur ab und zu in einzelnen Punkten die Fasern; diese Festigkeit gegen Abscherung kann noch durch Torsionsstrukturen 2., 3., 4. . . . Ordnung gesteigert werden. Diese bestehen in den durch die netzartigen Anastomosen gebildeten neuen Spiralen, die so die ersteren kreuzen. Bei dieser Konstruktion resultiert gleichzeitig aber eine hohe Biegungs- und Längsdruckfestigkeit („Steifheit") [1]).

Betrachten wir ferner an einem von Prof. Gebhardt konstruierten Modell einer zylindrischen Schraubenfederkonstruktion [1]) die Einwirkung der Torsion, so finden wir, daß es neben anderen Erscheinungen sich handeln kann um eine Verdrehung:

a) im Sinne der Umgangsvermehrung der Spiralen mit
   I. Verkürzung des Organs bzw.
   II. Querschnittsverkleinerung.

b) im Sinne der Umgangsverminderung mit
   I. Verlängerung bzw.
   II. Querschnittsvergrößerung.

Sind hierbei nun die einzelnen Spiralfedern steil gewunden, so ist nur eine geringe Biegung möglich, sind sie dagegen wenig steil gewunden, so wird das System nachgiebiger.

Den ersten Fall, nämlich daß die Windungen sehr steil verlaufen, haben wir bei unseren Gräsern, woraus sich ergeben muß, daß sie nur eine relativ geringe Biegung des Grashalmes zulassen.

Aus C. Bach, Elastizität und Festigkeit, entnehme ich einen weiteren Beweis für die höhere Leistungsfähigkeit schraubiger Konstruktionen [2]). Bei aus Gußeisen hergestellten und auf Zugfestigkeit geprüften Schrauben und Rundstäben zeigte sich, daß die der Schrauben eine höhere war: eine Folge der Hinderung der Querzusammenziehung.

Zur weiteren Orientierung über diese Fragen kann die unten angegebene Literatur benutzt werden [3]).

Gehen wir jetzt zur inneren Struktur der Grasstämme über, so zeigt sich deutlich, daß hier wie in allen zylindrischen Organen, die mechanische auf Biegung oder Torsion berechnete Leistungen aus-

---

[1]) cf. W. Gebhardt, Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der feineren und gröberen Bauelemente des Wirbeltierknochens, II (Archiv für Entwicklungsmechanik von Roux, Bd. XX, Kap. 5, p. 247/285 und Tafeln 9 u. 10).

[2]) § 35 p. 306/7.

[3]) J. Wolff, Das Gesetz der Transformation der Knochen. Darüber siehe in Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik von Roux, Bd. I, p. 723/756. — W. Roux, Über die Dicke der statischen Elementarteile und die Maschenweite der substantia spongiosa der Knochen. (Ebenda p. 662/722 und die Zeitschrift f. Orthopädie, Bd. IV. 1896.)

zuüben haben, erstens (wie oben bereits ausgeführt wurde) die Festigungselemente konzentrisch angelegt werden, und zweitens so, daß die nach der Peripherie zu gelegenen dichter, englumiger sind, die nach dem Zentrum hinliegenden zartere und weitmaschigere Formen zeigen, d. h. mit anderen Worten, daß die konzentrische Anordnung der Gewebselemente nach innen zu immer größere Intervalle zeigt. Die gleiche Erscheinung tritt beispielsweise auch deutlich an Querschnitten durch Knochen oder Geweihe zutage.

Diese Anordnung findet sich auch bei den Grasstämmen. Nicht nur, daß wir hier gegen die Oberfläche des Stengels die Gewebezellen enger und stärker verdickt auftreten sehen, sondern die ganzen Stränge sind überhaupt nach außen dichter aneinander gerückt und lassen nach der Mitte zu immer größere Abstände zwischen sich.

Durch diese regelmäßig auftretende Anordnung der Elemente wird für den Grasstamm folgendes erreicht: Erstens die Schaffung einer an sich widerstandsfähigeren Oberfläche durch Anhäufung widerstandsfähigen Materials.

Zweitens: es wird der nach der Tiefe zu abnehmenden Spannung durch primär abscherende Außenkräfte (inklusive Torsion) Rechnung getragen. Auf diese Weise wird also ein Querschnitt gleicher Festigkeit für Torsion erreicht, oder aber: Die Abnahme der Elementengröße nach der Peripherie zu entspricht der zentralwärts stattfindenden Abnahme der Schub- und Torsionsspannungen[1]). Daß außerdem die starke Verdickung der nahe der Peripherie liegenden Elemente, besonders der Epidermis, zur Erhaltung der Querschnittsformen an sich dient, ist ohne weiteres verständlich[2]).

Wie ich schon oben ausführte, fand ich bei den einzelnen Spezies der Gattung *Setaria* drei ineinandergestellte zylindrische Systeme von Sklerenchymsträngen. (I, II, III, cf. Seite 8.) Die sich hieraus ergebende torsionsfeste Konstruktion wird durch zwei neu hinzutretende Einrichtungen um ein Beträchtliches verbessert und leistungsfähiger gemacht.

Vor allem sind es die einzelnen Zylinder miteinander radial verbindende Streben. An sich bieten sie natürlich schon eine Erhöhung der Festigkeit des Stengels als Vermehrung der schon vorhandenen Elemente. Sie haben aber noch eine weitere Berechtigung und Funktion. Nämlich überall, wo sich zwei konzentrische Systeme von Festigungselementen finden, wie hier z. B. der innere Zylinder und

---

[1]) cf. W. Gebhardt, Auf welche Art der Beanspruchungen reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? (Archiv f. Entwicklungsmechanik XVI, p. 377—410 und Tafel XVI).

[2]) M. Westermaier, Beiträge zur Kenntnis des mechan. Gewebesystems (Monatsber. der Kgl. Akad. d. Wissenschaften. Berlin 1881, p. 61/78).

das System der Stränge an den Kanten, ist es nötig, jedenfalls aber von außerordentlich hohem Nutzen, daß beide möglichst durch radiale Querstreben — ähnlich den Speichen eines Rades — miteinander verbunden sind, um bei Torsionseinwirkungen in gleicher Entfernung von einander gehalten zu werden. Denn bei Torsion einer zylindrischen Konstruktion von zwei nur leicht miteinander zusammenhängenden, konzentrisch liegenden Mänteln (a und b) wird — gesetzt, der äußere (b) ist nachgiebig und imstande, seine Oberfläche zu verringern, — dieser dem inneren genähert, etwa bis zur Lage b′, wodurch die zwischen a und b liegenden Gewebe einer Quetschung ausgesetzt werden.

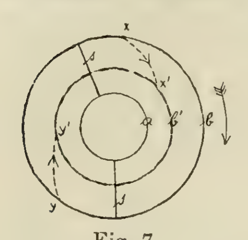


Fig. 7.
Verschiebungen bei Torsion zweier konzentrisch ineinander gestellter Hohlzylinder (siehe Text).

Um dies zu verhindern, ist es praktisch, wenn radiale Streben (s) angelegt werden, die beide Mäntel in konstanter Entfernung voneinander halten.

Natürlich findet die gleiche Wirkung auch bei mehr als zwei ineinander geschachtelten Zylindersystemen statt; also bei unserem Beispiel (Seite 8) zwischen I und II und II und III.

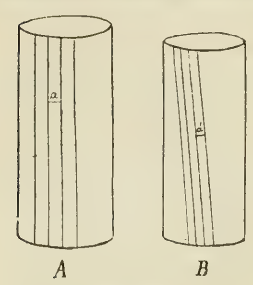


Fig. 8.
Wirkung der Torsion auf ein parallelfasriges, zylinderförmiges System.

Eine zweite Unterstützung findet die ursprüngliche Konstruktion durch die folgende Einrichtung. Nehmen wir als Ausgangsprinzip einer torsionsfesten Konstruktion eine zur Hauptachse parallelfaserige an (A, Fig. 8), so werden die Einzelfasern bei Torsion (B) den zwischen sich liegenden Abstand a in den kleineren a′ vermindern. Klar geht dies auch aus einem umgelegten Rechteck hervor (Fig. 9), wo die Entfernung x zweier paralleler Seiten beim Neigen nach der Seite sich in die kleinere x′ verkürzt[1]).

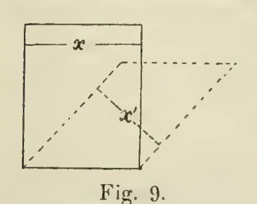


Fig. 9.
Verringerung des gegenseitigen Abstandes zweier Fasern in Fig. 8.

Um nun diesen Umstand auszuschalten, durch den bei Torsion des Stengels das zwischen den Strängen liegende Gewebe auch wieder einer Drückung ausgesetzt würde, findet sich sehr häufig, manchmal außerordentlich deutlich, eine Verdickung der Zellwände der Epidermis, oder diese wird selbst geradezu sklerenchymatisch.

Einigermaßen erfüllt auch das Zusammenschließen der Stränge des Systems II zu dem geschlossenen inneren Zylinder den gleichen Zweck.

---

[1]) cf. auch W. Schrader, Elemente der Mechanik und Maschinenlehre I. 1871, p. 138/39.

## II. Gruppierung der gefundenen Formen mechanischer Gewebe im Stengel der Gattung Setaria.

Bei meiner Untersuchung der *Setaria*-Stämme, zu welcher mir das von Herrn Prof. Dr. Mez durchgearbeitete Material zur Verfügung stand, habe ich überall gleichmäßig die Stellen der Stämme etwa 1 cm unterhalb der Infloreszenz verwandt.

Diese Lokalisation der untersuchten Stellen war aus mehreren Gründen notwendig. Zunächst ist bekannt, daß die Halme der Gräser in mechanischer Beziehung nicht vollkommen gleichartig gebaut sind, sondern, daß wenigstens direkt über den Knoten die sich in mechanischer Beziehung indifferent verhaltenden meristematischen Zuwachsstellen für interkalares Wachstum beginnen. Je nach der Länge der Blattscheiden, die bekanntlich[1]) an diesen Stellen die mechanische Aufgabe des Stammes in engem Anschluß an diesen übernehmen, kann die Länge der im Innern ausgebildeten Stengelteile eine verschiedene sein. Eine große Sicherheit, daß vergleichbare Anordnungen vorliegen, besteht hauptsächlich bezüglich des obersten Teils des Stammes, der bei allen Spezies über die Blattscheiden emporgehoben wird.

Weiter war die Wahl dieser Stelle für die Untersuchung deswegen besonders aussichtsreich, weil an ihr die intensivste Inanspruchnahme in mechanischer Beziehung stattfindet. Alle *Setaria*-Arten haben wenigstens zur Fruchtzeit schwere Infloreszenzen von kompaktem Bau, die Scheinähre dieser Gattung läßt keine Luftströmungen zwischen ihren Verzweigungen durchpassieren, sondern bietet dem Wind stets bedeutenden Widerstand. Wenn irgendwo besonders auffällige und differenzierte mechanische Ausbildungen zu finden waren, so mußte dies direkt unterhalb der Infloreszenzen sein.

Bei der Untersuchung der mechanischen Verhältnisse des Grasstammes darf nun folgender Gesichtspunkt niemals aus dem Auge verloren werden: Die Anordnung der mechanischen Gewebe kann in keinem einzigen Falle eine ideale, d. h. mechanischen Prinzipien allein entsprechende sein, sondern sie wird stets auch noch von anderen fundamental wichtigen Lebensfunktionen des Stammes mitbedingt.

Als solche sind bei sehr vielen Grasstämmen vor allem die Assimilation, ausnahmslos bei sämtlichen die Atmung zu bezeichnen. Die Zusammensetzung der hier als mechanische Gewebe in Frage kommenden Sklerenchymbündel aus toten Zellen läßt verständlicherweise

---

[1]) z. B. Schwendener, Vorlesungen über die mechanischen Probleme in der Botanik, p. 26.

durch diese Zellelemente weder Assimilation noch Atmung zu, und deshalb wird man nur in äußerst seltenen Fällen die idealste Anordnung der mechanischen Gewebe als geschlossenen Hohlzylinder direkt an der Oberfläche des Stammes finden können, sondern wird in der Regel im mechanisch günstigen Falle hier den unterbrochenen Hohlzylinder antreffen. Auf diese Verhältnisse wurde bereits von Tschirch hingewiesen. In gleicher Weise verweist Schwendener[1]) auf diese „Konkurrenz zwischen mechanischen und assimilierenden Zellen".

Bei der von mir untersuchten Gattung *Setaria* fand ich, daß beide Systeme in der Regel in gleichem Maße über die Oberfläche des Stengels verteilt sind. Denn bei den Formen, bei denen sich an der Spitze der Kanten allein Sklerenchymstränge finden, kleidet das Assimilationsgewebe den Grund und die Seitenwände der Furchen aus. Treten außerdem im Grund der Riefen Sklerenchymbündel auf, so weicht das Assimilationsgewebe hier zurück. In den Fällen, in denen von mir eine Verbindung zwischen den eben erwähnten beiden mechanischen Geweben einerseits und dem inneren Sklerenchymzylinder andererseits beobachtet wurde, zeigte sich sehr deutlich, daß diese so gebildeten Streben möglichst eine Gestalt annehmen, wie sie die beigegebene Figur veranschaulicht.

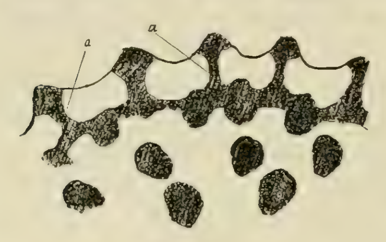



Fig. 10.
Für die Ausdehnung des Assimilationsgewebes günstige Ausbildung der Radialstreben im Querschnitt (bei a!).

Auf diese Weise wird sowohl eine feste Verbindung der äußeren Zylindersysteme mit dem inneren als auch eine möglichst große Ausnutzung des Raumes für das Assimilationsgewebe dadurch erreicht, daß sich bei a (in der Figur) eine Einbuchtung in den Streben zeigt. Man hat also die so entstehende Form derselben noch weniger als I-Trägerform anzusprechen, die Zweckmäßigkeitsgründe für ihre Gestalt sind im Gegenteil vielmehr auf dem Gebiete eines Kompromisses zwischen zwei im „Kampf ums Dasein liegenden Teilen im Organismus" zu suchen.

Überblicken wir nach diesen Vorbemerkungen die gesamten Querschnittsbilder, die sich bei *Setaria* ergeben haben, so finden wir, daß bis auf sehr wenige Fälle, in denen dreikantiger oder elliptischer Umriß vorliegt, die Querschnittsfigur im allgemeinen kreisförmig ist, doch stellt der Umfang niemals einen idealen Kreis dar, sondern ist stets

---

[1]) Vorlesungen über das mechanische Problem in der Botanik, p. 23.

durch mehr oder weniger vortretende, starke, im Querschnitt gegabelte oder gelappte Rippen gegliedert.

Ganz allgemein führen diese Rippen in ihrer Spitze, seltener im ganzen Verlauf, einen Sklerenchymstrang.

Die weitere Anordnung der Sklerenchymstränge nach innen hinein ist eine wechselnde. Hier wurden die im folgenden beschriebenen Gruppen aufgestellt.

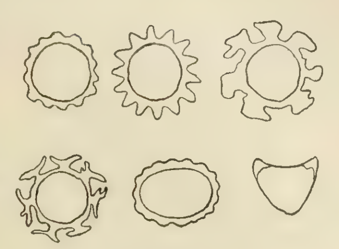


Fig. 11.
Querschnittsformen der Stämme in der Gattung *Setaria*.

Gleichfalls wechselnd ist noch eine andere Ausbildung der Querschnittsumrißlinien, und zwar eine andersartige, nicht auf Festigung abzielende, mechanische Einrichtung: nämlich die der bisher nur an Grasblättern beobachteten Gelenkzellen[1]).

Das Auftreten von Gelenkzellen in der Peripherie des *Setaria*-Halmes ist natürlich bedingt durch das Vorhandensein lebendiger Zellen an dieser Peripherie; sie weist uns — wie gezeigt werden wird — darauf hin, daß der Halm von *Setaria* je nach seinem Wassergehalt, vielleicht behufs Verdunstungsschutzes, seine Oberfläche zu vergrößern oder zu verkleinern imstande ist.

Obgleich derartige Gelenkzellen an den Stengeln von *Setaria* an sich nur außerordentlich selten vorkommen, so gibt ihr Vorhandensein dort den Hinweis, daß die Anordnungen der mechanischen Gewebe auch bei nicht typisch mit Gelenkzellen versehenen Stämmen gleichfalls aus dem Gesichtspunkt geprüft werden müssen, ob sie nicht ebenfalls einer Oberflächenvergrößerung und -verkleinerung zu dienen haben, resp. für den Fall, daß sie an einer solchen Funktion auch nicht aktiv beteiligt sind, doch eine derartige Variation der Oberfläche nicht allzusehr hindern.

Die Erwägungen sind um so wichtiger, als schon lange durch Tschirch festgestellt worden ist, daß variierende Faltungslagen der Grasblätter durch anscheinend nur mechanischer Festigung dienende Gewebe bewirkt werden. Wenn Steinbrinck[1]) auch die Erklärungsart von Tschirch nicht billigt, so hat er doch die von jenem aufgefundenen Tatsachen vollständig bestätigt.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zur Schilderung der bei *Setaria* gefundenen Verhältnisse über.

---

[1]) Tschirch, Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter (Pr. Jahrb., Bd. XIII. S. 544–568).

Steinbrinck, Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einiger Dünengräser. Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellschaft 1908, p. 399/412.

Wie bereits verschiedentlich erwähnt, fand ich beim Stamm der *Setaria*-Arten an den Spitzen der Rippen und im Grunde der Furchen zwischen diesen Sklerenchymstränge, die durch Übergänge hindurch in feste Verbindung mit den inneren, bald isoliert verlaufenden, bald zu einem festen Zylinder geschlossenen Gefäßbündeln mit ihren Sklerenchymscheiden traten.

Nach dem Vorhandensein oder Fehlen der erwähnten Elemente und ihren Übergangsformen stellte ich bestimmte Typen auf, ähnlich wie es z. B. Rickli für die von ihm untersuchten Cyperaceen und Schwendener für Gräser im allgemeinen[1]) taten.

Die bereits in der Einführung zu diesem Teile besprochene Verschiedenartigkeit der Ausbildung der Rippen kann bei der speziellen Aufzählung der Formen unberücksichtigt bleiben, da sie ohne Bedeutung für die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sind.

Die von mir aufgestellten Typen sind diese:

I.

Es sind nur die äußeren Spitzen der Längsleisten oder -rippen durch englumiges, starkes Sklerenchym verstärkt. Außerdem sind, wie es in allen folgenden Formen der Fall ist, die Gefäßbündel mit Sklerenchymscheiden oder -kappen, die nach außen zu konvex sind, versehen. (Im Gegensatz zu solchen, die bei einer späteren Gruppe zwischen den genannten inneren Gefäßbündeln und den Außenkanten gelegen und mit einer nach innen zu konvexen Scheide begabt sind.)



Fig. 12.
Querschnittsbild für Typus $I_1$.

Als Beispiel für diesen Typus $I_1$ mag *Setaria Schiedeana* dienen.

Bei einer zu *Setaria italica* P. B. subsp. *Moharium* gehörigen Form (außerordentlich große und starke Pflanzen) kann es eintreten, daß die Gefäßbündel so dick und so nahe aneinander gerückt sind, daß sie fast einen zusammenhängenden, starren Gurt ergeben. Trotz dieser Tatsache bleiben sie aber völlig isoliert voneinander.


Fig. 13.
Querschnittsbild für Typus $I_2$.

Zur nächsten Untergruppe scheint folgende Abänderung des Typus $I_1$ hinzuleiten: Die Gefäßbündel treten unter sich selbst und mit den Verstärkungen der Außen-

[1]) S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, p. 40/77.

kanten in Verbindung; es muß jedoch ausdrücklich bemerkt werden, daß dies nicht mit systematischer Konsequenz durchgeführt ist, sondern es ist deutlich zu beobachten, daß es nur gelegentlich geschieht. Diese als Typus $I_2$ beobachtete Erscheinung zeigte sich beispielsweise bei *Setaria magna* (Griseb.).

II.

An diese einfachsten Formen schließt sich als funktionell brauchbarere folgende an: Wie bei I sind die Außenkanten verstärkt, die am weitesten nach außen zu liegenden Gefäßbündel aber nähern sich einander durch an den Seiten angebautes Sklerenchym, jedoch ohne daß man sagen könnte, es bestehe eine wirkliche Verbindung zwischen den Sklerenchymbelegen der einzelnen Bündel. Beispiel für diese Formen $II_1$: *Setaria acromelaena* (Hochst.).




Fig. 14.
Querschnittsbild für Typus $II_1$.

Durch diese hier, wie in den folgenden Typen, auftretenden Anlagen einer Ringbildung wird — wie oben schon gezeigt — die Zug- und Torsionsfestigkeit des Stengels erhöht. Desgleichen wurde oben bereits erwähnt, daß sich — wenn auch selten — im Grunde der Furchen gewisse Elemente finden, die dem Stengel eine Volumverringerung ermöglichen.

Nun zeigen sich bei den eben besprochenen Formen in verschiedenen Gruppen von *Setaria* (z. B. bei *Setaria italica,* subsp. *maxima,* fa. *gigas*) zwischen den Längskanten zwei Lagen radial gestreckter, großer, zartwandiger Zellen (Gs). Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß sie wohl dieselbe Bedeutung besitzen, wie bei den sich in den Blattrinnen findenden „Gelenkzellen" zur Faltung des Blattes.

Ihre Funktion wird aus dem Folgenden ersichtlich:

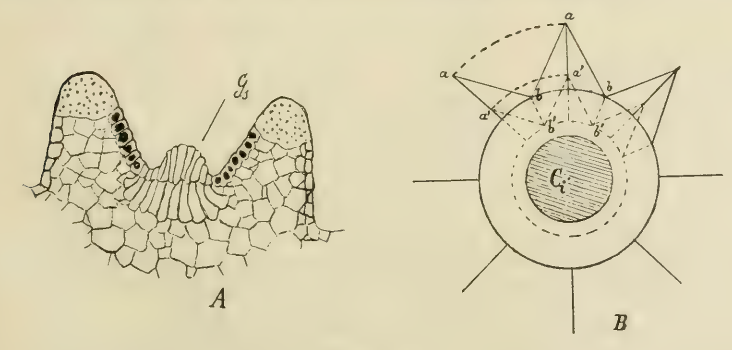



Fig. 15.
Querschnitt (A) und Funktion (B) der in den Blattrinnen liegenden „Gelenkzellen".

Bei Wasserverlust wird sich am wenigsten der innere, entweder aus einem geschlossenen Ring oder aus isolierten Gefäßbündeln gebildete Zylinder Ci kontrahieren (am allerwenigsten natürlich bei einem geschlossenen Ringzylinder), dagegen am meisten die peripher gelegenen Partien. Die Kantenspitze a wird nach a′, die Furchenrinne b auf b′ zurückgehen, sodaß die Kreisbogen aa und bb sich in die kürzeren a′a′ resp. b′b′ zusammenziehen. Allein hieraus erhellt, daß das Volumen, und somit vor allen Dingen die Oberfläche des Stengels, also die Verdunstungsfläche, um ein Bedeutendes verringert wird. Um das Kontrahieren der genannten Linien aa und bb in a′a′ resp. b′b′ zu fördern, könnte es demnach sehr wohl als zweckmäßig angesehen werden, wenn am Grunde der Riefen irgendwelche Elemente angebracht würden, die diesen Vorgang begünstigen. Sie wären in den gelenkartigen Elementen Gs gegeben.

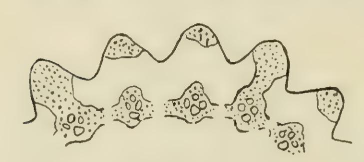


Fig. 16.
Querschnittsbild für Typus $II_2$.

Dagegen findet sich nicht so leicht eine Erklärung, warum diese Zellen so weit in die Furchen über die Oberfläche hinausragen.

Ähnlich wie bei $I_2$ findet sich auch im folgenden Typus $II_2$ die Erscheinung, daß der sich bildende Ring gleichfalls nur gelegentlich, nicht regelmäßig mit den Leisten der Kanten in Kommunikation tritt; dies ist beispielsweise bei *Setaria flabellata* Stapf, fa. *typica* der Fall.

III.

Wie in II schon angedeutet ist, wird in dieser Gruppe die Ausbildung des Ringes eine geschlossene sein. Das parenchymatische Gewebe zwischen den einzelnen Gefäßbündeln wird durch Sklerenchym ersetzt, die Seiten der Gefäßbündel haben sich mit ihren Sklerenchymbelegen fest aneinander gelegt, sodaß aus den einzelnen Strängen nun tatsächlich ein fester, geschlossener Zylinder geworden ist. Als Beispiel für diese Gruppe führe ich *Setaria effusa* Fourn. an.

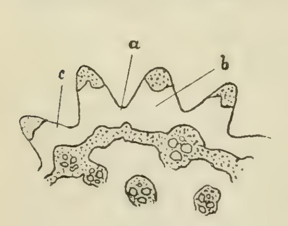



Fig. 17.
Querschnittsbild für Typus III.

Bereits oben wies ich darauf hin, daß wir in den Typen, wo es sich nur um sklerenchymatische Belege an den Spitzen der Kanten handelt, also die übrige Oberfläche frei davon bleibt, und auch kein derartiges mechanisches Gewebe in der Nähe der Peripherie zu finden ist, den idealsten Fall eines Kompromisses zwischen mechanischem und assimilierendem Gewebe vor uns haben.

Wie aus den bisher besprochenen Formen hervorgeht, liegt diese Anordnung den Typen I—III zugrunde mit Ausnahme der Formen $I_2$ und $II_2$, wo, wie wir sahen, zuweilen eine Verbindung zwischen den inneren isolierten, resp. teilweise schon zusammengeschlossenen Gefäßsträngen zu finden war. Hier nämlich tragen diese Verbindungsstreben die gleichfalls schon oben[1]) erwähnten seitlichen Einbuchtungen, sodaß die assimilierenden Gewebe einen möglichst großen Raum zu ihrer Ausbreitung trotz der ausgedehnteren Entwicklung der mechanischen finden. In noch viel höherem Grade ist dies in allen folgenden Gruppen der Fall, wo diese Verbindungen und die Übergänge zu ihnen Regel werden, also in den Typen $IV_1$—$IV_4$.

## IV.

Wie aus dem theoretischen Teil hervorging, wird die Möglichkeit einer Näherung des äußeren an das innere Zylindersystem und so eine Quetschung der zwischen ihnen liegenden zarteren Gewebepartien bei Torsion durch Errichtung von Radialstreben beseitigt. Der Beginn zu dieser Anlage von Speichen kennzeichnet den Typus $IV_1$. (Beispiel: *Setaria italica,* subsp. *maxima,* fa. *longiseta.*)

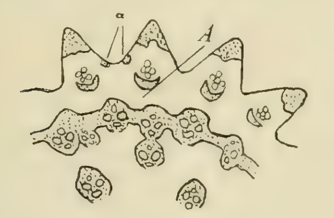



Fig. 18.
Quersehnittsbild für Typus $IV_1$.

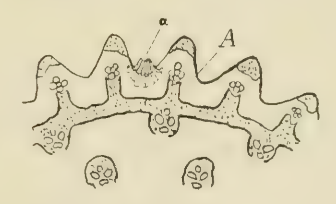



Fig. 19.
Querschnittsbild für Typus $IV_2$.

Es treten zuerst isoliert laufende Gefäßbündel zwischen dem inneren Zylinder und den Kantenverstärkungen mit nach innen zu konvexen Scheiden auf, die im Typus $IV_2$ mit dem Zylinder in Verbindung stehen. (Beispiel: *Setaria italica,* subsp. *maxima,* fa. *aurantiaca.*)

Auch von der entgegengesetzten Seite, d. h. von den Kanten her, ist in den folgenden Gruppen ein Annähern des Sklerenchyms an den Zylinder zu beobachten, sodaß im Typus $IV_3$ der Ringzylinder systematisch sich mit den Kantenverstärkungen zu verbinden strebt (z. B. *Setaria Matsumurae* Mez).

Fig. 20.
Querschnittsbild für Typus $IV_3$.

---

[1]) S. 16; cf. Fig. 10.

Vollkommen und deutlich ausgeprägt erscheint diese Verbindung erst in der Gruppe $IV_4$. Die Querschnitte der Stengel, die diese Anordnung aufweisen, sind häufig so klar mit dem Schema übereinstimmend, daß man ohne weiteres die Konstruktion erkennen kann (so beispielsweise bei *Setaria caledonica* Mez).



Fig. 21.
Querschnittsbild für Typus $IV_4$.

Zu den soeben besprochenen Formen gehören als Abarten die folgenden:

1. $IV_{4a}$: Die Epidermis ist bei mit auffallend vorspringenden Kanten versehenen Stengeln außerodentlich verstärkt, gleichzeitig sind die Verbindungsstreben zwischen innerem Zylinder und Kanten sehr kräftig ausgebildet. Bei a in der Figur finden sich zuweilen sogar zwei Zelllagen. (Beispiel: *Setaria Kunzeana* n. sp.)

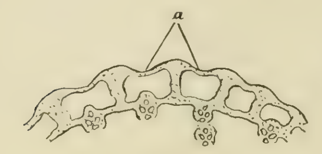


Fig. 22.
Querschnittsbild für Typus $IV_{4a}$.


Fig. 23.
Querschnittsbild für Typus $IV_{4b}$.

2. $IV_{4b}$: Auf ein ähnliches Schema führt eine Anordnung, wie sie die Fig. 23 wiedergibt. Die Gefäßbündel des inneren Zylinders treten mit ihren nach außen zu gewandten Enden einfach in Verbindung mit der gleichfalls sehr starken Epidermis. So z. B. bei *Setaria setosa,* fa. *typica.*

Die Typen $IV_{4a}$ und $IV_{4b}$ stellen sich etwa als zwei ungefähr gleichstarke, ineinandergestellte Zylinder dar, die durch radiale Wände gestützt und in gleicher Entfernung voneinander gehalten werden, so daß wir hier wohl einen der idealsten Fälle der oben[1]) auseinandergesetzten, gegen Torsion am besten geeigneten Konstruktion vor uns haben. Welch fördernden Zweck die Verdickung der Epidermis oder deren Übergang in zusammenhängendes Sklerenchym hat, nämlich bei Torsion den Abstand der Einzelstränge des äußeren Systems möglichst konstant zu erhalten, ist im theoretischen Teile auch bereits erörtert worden[2]).

Haben wir in $IV_{4a}$ und $IV_{4b}$ idealste Fälle der mechanischen Konstruktion, so ist nach den auf Seite 15/16 ausgesprochenen Sätzen

[1]) cf. pag. 14, Fig. 7.

[2]) cf. pag. 14, Figuren 8 u. 9.

über die Konkurrenz zwischen mechanischem und assimilierendem Gewebe zu erwarten, daß dieses in den letztgenannten Typen sehr im Nachteil ist: Es ist ihm die Möglichkeit genommen, an die Oberfläche zu treten. Man hat daraus zu schließen, daß bei den Pflanzen, die in diese Gruppen einzureihen sind, die Tätigkeit der Assimilationsgewebe der übrigen Organe, also der Blätter, für die Pflanze ausreichend sind. Gleichfalls folgt daraus, daß für die Atmung von Strecke zu Strecke Unterbrechungen der äußersten Sklerenchymlage vorhanden sein müssen.

Nebenbei bemerke ich, daß ich diese Anordnung nur bei sieben Formen beobachtete, wohl ein Zeichen, daß die äußeren Bedingungen, denen sie zu entsprechen hat, nicht allzu häufig vorkommen.

Schließlich läßt sich zu dem Formenkreis IV im allgemeinen noch eine letzte Gruppe rechnen, bei der ich einen sehr schwachen und oft nur aus 2—3 Zelllagen Sklerenchyms bestehenden Ringzylinder feststellen konnte, wogegen die Radialstreben nach den Leisten der Kanten hin sehr kräftig waren.



Fig. 24.
Veränderung des Stammquerschnitts bei Volumenverringerung bei einigen Formen des Typus IV.

Diese Konstruktion dürfte von dem Gesichtspunkte aus ihre Erklärung finden, daß dem Stengel bei Wasserverlust eine bedeutende Volumenverringerung ermöglicht wird, indem hier der innere Ring (im Querschnitt) infolge seiner Schwäche leichter imstande ist, sich zu verbiegen, so daß durch ihn der Veränderung des Durchmessers des Stammes kein allzugroßes Hindernis in den Weg gelegt wird, während seine primäre, mechanische Funktion bestehen bleibt. (Beispiel: *Setaria argentina* Mez).

An dieser Stelle mag eingehender, als oben geschehen konnte, darauf hingewiesen werden, daß ich hier und da innerhalb der Gattung *Setaria* ganze Furchen auskleidende, zartwandige, langgestreckte Zellen beobachtete.

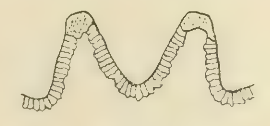


Fig. 25.
Zartwandige Zellen zur Verkleinerung der Stengeloberfläche.

Daß wir es hier mit einer Ausdehnung der oben als Gelenkzellgruppen bezeichneten Ausbildungen zu tun haben, ist zweifellos. Nur muß hier der Ausdruck „Gelenkzellen“ als nicht zutreffend vermieden werden. Denn Gelenkzellen setzen auf kleine Stellen (Gelenke, Scharniere) beschränkte Bewegungserscheinungen voraus, während wir es hier mit ganz allgemein die Oberfläche überziehenden, lebenden, mechanisch wirkenden Zellen zu tun haben. Ihre Funktion, die im Fall starker Verdunstung die Oberfläche verkleinert, kann nicht verkannt werden.

Immerhin zeigt auch hier die Seltenheit des Auftretens, daß es sich um Realisation ganz spezieller Ansprüche handelt. Die Konstruktion ist nämlich keineswegs als absolut zweckmäßig zu bezeichnen, da sie bei Eintreten der Funktion die Täler der Stengelriefen einebnet, dadurch einerseits die vor Luftzug geschützten Räume verkleinert, andererseits durch Annäherung des äußersten Torsionsringes an das Zentrum die mechanische Festigkeit mindert.

## V.

In den folgenden vier Typen (V—VIII) tritt ein neues mechanisches Gewebe im Stengel auf, das den ersten vier durchweg fehlte. Außer den Belegen der Kantenspitzen und dem inneren Zylinder fand ich bei vielen Spezies von *Setaria* im Grunde der Furchen längs des ganzen Stengels hinlaufende Sklerenchymstränge, so daß auf diese Weise jetzt noch das dritte, oben[1]) besprochene, zylindrische System (III) eingeschaltet wird.

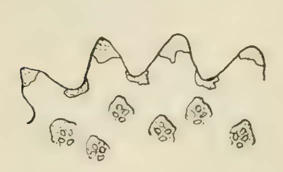


Fig. 26.
Querschnittsbild für Typus V.

Die einfachste Form, in der diese Stränge auftreten, ist zugleich die seltenste; sie stellt sich wie nebenstehend dar. (Als Beispiel nenne ich *Setaria polyneura.*)

## VI.

Bevor ich zur Beschreibung des Typus VI gehe, muß ich vorausschicken, daß in den Gruppen VI—VIII nur äußerst selten sich Übergangsformen zur Ringbildung aus isoliert verlaufenden Gefäßbündelsträngen vorfinden, d. h. daß es so gut wie keine Formen gibt, bei denen gesagt werden könnte, es ließe sich feststellen, wie aus einzelnen Strängen allmählich durch Verbindungen sich ein geschlossener Ring bildet. Diese Erscheinung ist nur ganz selten und so undeutlich und unvollkommen, daß sie übergangen werden kann, ohne besondere Übergangsformen oder -typen abzugeben.

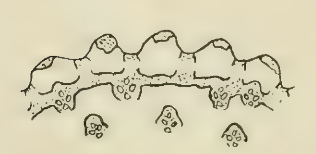


Fig. 27.
Querschnittsbild für Typus VI.

Daher setze ich in VI—VIII stets einen geschlossenen, inneren mechanischen Zylinder voraus.

Ähnlich der Gruppe IV und ihren Übergangsformen fand ich hier Andeutungen einer Verbindung zwischen Ringzylinder und Leisten in den Furchen, so daß sich den dort beobachteten gleichartige Radialstreben ergaben. (Beispiel: *Setaria Forbesiana* Mez.)

---

[1]) pag. 8

VII.

In vollkommen ausgebildetem und deutlich erkennbarem Zustande fand ich diese Radialstreben im Typus VII — ihre Funktion ist aus den oben[1]) gegebenen Erklärungen gleichfalls bekannt. (Beispiel: *Setaria brachytricha* Mez.)



Fig. 28.
Querschnittsbild für Typus VII.



Fig. 29.
Querschnittsbild für Typus VIIa.

Offenbar gehört hierher folgende Modifikation des Typus VII: Der Ring tritt selbst an den Grund der Furchen heran und umgibt diesen bald mehr, bald weniger mit seinem Sklerenchymgewebe (VIIa; so z. B. bei *Setaria Brownii* n. sp.).

In wieder anderen Fällen beobachtete ich, daß auch die Seitenwände der Rinnen mit einer sehr starken Epidermis bedeckt waren, welche auf diese Weise von mechanischer Bedeutung wird. Diese Einrichtung ist als die auf einem gekreuzten I-Trägersystem beruhende Wellblechkonstruktion mit hoher Biegungsfestigkeit und, da sie einem Zylinder aufliegt, mit hoher Torsionsfestigkeit aufzufassen. Hierbei sind die Kreuzungspunkte (a) von jedesmal zwei gekreuzten I-Trägern alle auf dem inneren mechanischen Zylinder vereinigt; b dient natürlich, analog früher besprochenen Fällen, wieder dazu, die parallelen Stränge bei Torsion auseinanderzuhalten; (z. B. *Setaria verticillata,* fa. *mixta.*)

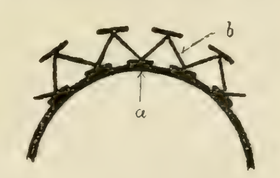



Fig. 30.
Schema des gekreuzten I-Trägersystems für einig Formen des Typus VII.c

Was die Assimilationsgewebe betrifft, so gilt für diese hier das selbe, wie das für $IV_{4a}$ und $IV_{4b}$ Gesagte[2]).

VIII.

Die letzte von mir beobachtete Anordnung der mechanischen Gewebe, wo sowohl die Stränge an den Spitzen der Kanten, als auch die in den Furchen laufenden Leisten mit dem inneren Zylinder durch Radialwände verbunden sind, läßt sich wohl als Kombination der Formen $IV_4$ und VII auffassen. Diese Konstruktion ist somit nach dem Torsionsprinzip zu den günstigsten zu rechnen.

---

[1]) pag. 13/14. [2]) pag. 23.

Bei a in der Figur sind in der Regel kleinere Gefäßstränge in die Verbindungsstreben eingeschaltet, außerdem ist an diesen Stellen das Sklerenchym zuweilen schwächer. — Der Typus VIII ist der seltenste in der Gattung *Setaria*; (z. B. *Setaria macrostachya* H. B. K. fa. *patens* Döll.)




Fig. 31.
Querschnittsbild für Typus VIII.

Für die Typen VI—VIII läßt sich die gleiche Tatsache feststellen wie für die vorhergehenden. Auch hier besitzen die Radialstreben eine solche Querschnittsform, daß den assimilierenden Zellen nicht allzu sehr der Raum zu ihrer Ausbreitung und Tätigkeit genommen wird, d. h. sie werden nach innen zu schmaler, auf diesem Wege dem Assimilationsgewebe genügend Raum gewährend.

## III. Die Spezies von Setaria in Gruppen.

In größere Gruppen sind wegen ihrer charakteristischen Ähnlichkeiten und der Übergänge der Formen zueinander folgende Typen zu vereinigen:

α) ohne Leisten in den Furchen.

A: $I_1$, $I_2$. Mechanisches Gewebe der Längsleisten der Kanten und Gefäßbündel isoliert.

B: $II_1$, $II_2$, III. Mit Einschluß der Übergänge und einiger unbedeutender Besonderheiten: Mechanisches Gewebe der Kanten und des inneren Zylinders isoliert.

C: $IV_1$, $IV_2$, $IV_3$, $IV_4$, $IV_{4a}$, $IV_{4b}$. Kanten und Zylinder verbunden.

β) mit Leisten in den Furchen.

D: V. Sklerenchym an der Spitze der Kanten und in den Furchen sowie Gefäßbündel isoliert.

E: VI, VII, VIIa. Mit Einschluß der Übergangsformen: Kantenleisten; Furchenleisten und innerer Zylinder verbunden.

F: VIII. Zylinder mit den Strängen der Kanten und der Furchen verbunden.

A.

$I_1$ (cf. Fig. 12). In dieser Gruppe ist, wie bereits erwähnt, die einfachste Anordnung der mechanischen Gewebe im Stengel gegeben, sie kann als Ausgangsform betrachtet werden. In ihr ist gleichzeitig das einfachste Torsionsprinzip vertreten. Außer den genannten beiden gibt es keine weiteren mechanischen Elemente in dieser Gruppe.

| Dieser Typus wurde gefunden bei: | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|
| 1. *Setaria Schiedeana* Fourn. . . . . . . . . . . . . . . . . . | 10 |
| 2. *Setaria verticillata* P. B. fa. *brasiliana* A. Br. = fa. *parviflora* Döll. | 14 |

Zahl der Kanten ca.

3. *Setaria Gerardi* Stapf. Sklerenchymscheiden der Gefäßbündel oft sehr stark, außerdem die Epidermiszellen (in der Figur a) mit sehr verdickten Membranen (sklerenchymartig) . . . . . . . . . . . 10
4. *Setaria biflora* Hlbd, Stengel dreikantig, an den Ecken sehr starke Sklerenchymstränge, in denen häufig Leitbündel laufen . . . . . 3
5. *Setaria glauca* P. B. fa. *chrysantha.* An den Innenseiten der Riefen längliche, zartwandige Zellen, entsprechend wohl den Gelenkzellen der Blätter . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12
6. *Setaria glauca* P. B. fa. *virescens.* Das Gleiche wie bei *Set. glauca,* fa. *chrysantha* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 18—20
7. *Setaria glauca* P. B. fa. *diminuta.* Hier wurde sehr regelmäßiger, 8lappiger, elliptischer Querschnitt beobachtet . . . . . . . . . 8
8. *Setaria verticillata* P. B. fa. *pyramidalis* Mez. In nächster Umgebung der Sklerenchymscheiden der Bündel zuweilen stärkeres Parenchym . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 30
9. *Setaria verticillata* P. B. fa. *ambigua* Gur. Getrennt zwischen den Gefäßbündeln ab und zu kleine Sklerenchymgruppen liegend . . . 12

$I_2$ (cf. Figur 13).

Irreguläre Verbindungen zuweilen zwischen den Gefäßbündeln unter sich und mit den Kantenleisten. Dieser Typus wurde gefunden bei:

Zahl der Kanten ca.

1. *Setaria glauca* P. B. fa. *pauciflora* . . . . . . . . . . . . . 40
2. „ *abyssinica* Hackel . . . . . . . . . . . . . . . . . 30
3. „ *magna* Grieseb. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 60

B.

$II_1$ (cf. Figur 14): Im Gegensatz zu $I_2$ in diesem Typus regelmäßig das Bestreben sichtbar, aus isolierten Gefäßsträngen einen geschlossenen Zylinder zu bilden. In diese Gruppe reihe ich ein:

Zahl der Kanten ca

1. *Setaria Palmeri* Vasey . . . . . . . . . . . . . . . . . . 25
2. „ *flabellata* Stapf, fa. *breviseta* . . . . . . . . . . . . 15
3. „ *sagittifolia* (Hochst.) Mez. Bei d in der Figur einschichtige, sehr verdickte Epidermis . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20
4. *Setaria tenacissima* (Schrad.). Die Längsleisten der Kanten sind bei dieser Form nicht sehr stark . . . . . . . . . . . . . . . . 16
5. *Setaria incrassata* Hochst. . . . . . . . . . . . . . . . . . 18
6. „ *oplismenoides* n. sp. . . . . . . . . . . . . . . . . . 20
7. „ *Merkeri* n. sp. Querschnitt zeigt gegabelte Form der Kanten 8—10
8. „ *acromelaena* Hochst. Ganz unregelmäßiger Querschnitt, Kanten bald einfach, bald gegabelt. Bei b in der Figur streckenweise sehr dicke, sklerenchymartige Epidermis . . . . . . . . 7
9. *Setaria italica* P. B. subsp. *maxima,* fa. *gigas.* Gefäßbündel sehr gedrängt aneinandergerückt. Epidermis sehr verdickt, zuweilen in Sklerenchympolster übergehend (e). In manchen Furchen bei a langgestreckte, zarte „Gelenkzellen“ . . . . . . . . . . . . 7

Zahl der Kanten ca.

10. *Setaria italica* P. B. subsp. *Moharium,* fa. *nuda* Mez. Die nahe aneinanderliegenden Gefäßbündel sehr stark gefestigt. Außerdem das ganze Gewebe nach der Peripherie zu sehr sklerenchymatisch . . . 18
11. *Setaria aurea* Hochst., fa. *minor* b. Ziemlich unregelmäßiger Querschnitt . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 18
12. *Setaria aurea* Hochst., fa. *typica.* Bei c in der Figur zartwandige, längliche Zellen . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 18—20
13. *Setaria aurea* Hochst., fa. *rubigunosa* . . . . . . . . . . . . 10
14. „ *verticillata* P. B. fa. *elongata* . . . . . . . . . . . . 24
15. „ „ „ „ fa. *typica* . . . . . . . . . . . . . 16
16. „ „ „ „ fa. *breviseta* . . . . . . . . . . . . 15
17. „ „ „ „ fa. *squarrosa* . . . . . . . . . . . . 16
18. „ „ „ „ fa. *respiciens.* Irregulär und gelegentlich Verbindungen zwischen innerem Zylindern und Kantenleisten . . 25
19. *Setaria impressa* Nees . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 24

$II_2$ (Figur 16).

In dieser Gruppe eine $I_2$ analoge Erscheinung: Der sich schließende innere Zylinder tritt ab und zu ganz inkonsequent mit den Längsleisten in Verbindung.

Dieser Typus wurde gefunden bei: Zahl der Kanten ca.

1. *Setaria flabellata* Stapf, fa. *typica* . . . . . . . . . . . . . 32
2. „ *caudata* R. u. S., fa. *minor* . . . . . . . . . . . . 20
3. „ *viridis* P. B., fa. *interrupta* . . . . . . . . . . . . 14
4. „ *glauca* P. B., fa. *elata* . . . . . . . . . . . . . . 15
5. „ *macrostachya* H. B. K., fa. composita . . . . . . . . 40

III (cf. Figur 17).

Der in II angedeutete Übergang zum geschlossenen Zylinder vollendet, wodurch die schon erwähnte Erhöhung der Torsionsfähigkeit erreicht ist.

Diesen Typus fand ich bei: Zahl der Kanten ca.

1. *Setaria glauca* P. B. fa. *typica* A. Br., auch hier (bei c in der Figur) großlumige, zartwandige Zellen nach Art der Gelenkzellen . . . 12
2. *Setaria verticillata* P. B., fa. *antrosa* A. Br. *culta* . . . . . . . 20
3. „ *rariflora* Presl. . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15
4. „ *Holstii* n. sp. Hier sind die Kantenleisten oft sehr scharf 10
5. „ *semirugosa* Kth. . . . . . . . . . . . . . . . . . . 35
6. „ *effusa* Fourn. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15

Bei 1—6 der Zylinder zwar schon geschlossen, doch zwischen den Gefäßbündeln zuweilen schwächer.

7. *Setaria aurea* Hochst. fa. *pallida* . . . . . . . . . . . . . 18
8. „ *caudata* R. u. S., fa. *typica* c . . . . . . . . . . . 2 große, mehrere kleine
9. „ „ „ „ „ „ „ a . . . . . . . . . . . . 16
10. „ *verticillata* P. B., *Miquelii* . . . . . . . . . . . . 28—30
11. „ *viridis* P. B. fa. *purpurascens.* Bei a in der Figur ab und zu zufällig der Ringzylinder an den Rand tretend . . . . . . . 18

Zahl der Kanten ca.

12. *Setaria polystachya* Scheele . . . . . . . . . . . . . . . . . 30
13. „ *membranifolia* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20
14. „ *Dielsii* n. sp., bei c in der Figur stärkere Epidermiszellen 20
15. „ *nigrirostris* Dür. et Schinz. Desgleichen verhältnismäßig starke Epidermis; außerdem sehr gezackte und gegabelte Kanten (im Querschnitt) aufweisend . . . . . . . . . . . . . . . 8
16. *Setaria scabrifolia* Kth.; Ring zuweilen schwach an die Epidermis tretend . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 40
17. *Setaria corrugata* R. et S. . . . . . . . . . . . . . . . . . 12
18. „ *Berlandieri* n. sp. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20—25
19. „ *mombassana* n. sp.; Gefäßbündelscheiden oft sehr stark . 24
20. „ *vaginata* Sprg.; sehr flache und kleine Kanten . . . . . 25
21. „ *longiseta* P. B. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 30
22. „ *Hassleri* n. sp.; Kanten im Querschnitt zackig und gabelig 18
23. „ *verticillata* P. B., fa. *porphyrochaete;* Ring zuweilen schwach an die Epidermis tretend . . . . . . . . . . . . . . . . . . 24
24. *Setaria scandens* Schrad., fa. *typica;* Kanten gabelig . . . . . 9
25. „ *scandens* Schrad., fa. *grandiflora* Döll. Kanten gabelig; bei a zuweilen starke Epidermiszellen und dem Ring genähert . . . . 9
26. *Setaria Faberii* n. sp.; bei b Gefäßbündel zwischen Kanten und Ring 20
27. „ *intermedia* R. u. S., bei b das Gleiche . . . . . . . . . 30
28. „ *italica* P. B., subsp. *Moharium,* fa. *brunnea;* bei c ab und zu Sklerenchymbelege . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 13

C.

IV$_1$ (cf. Figur 18).

Anlage von Radialstreben zum Auseinanderhalten der Zylindersysteme bei Torsion durch Einschiebung neuer, mit nach außen zu konvexen Sklerenchymscheiden versehener Gefäßbündel.

Diesen Typus beobachtete ich bei folgenden Formen:

Zahl der Kanten ca.

1. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *lobata;* bei a in der Figur ab und zu Sklerenchymstränge . . . . . . . . . . . . . . . . 24
2. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *longiseta.* Bei 1. und 2. ist der Ring zwischen den Gefäßbündeln oft schwächer . . . . . . 16
3. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *comosa* Mez . . . . . 30
4. „ „ „ „ „ „ „ *rubra* Kcke. . . . . . 24
5. *Setaria pauciflora* Linden.; ziemlich starke Epidermis, die Kanten nicht ausgesprochen, ihre Zahl schwankend . . . . . . . . . . 20
6. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *breviseta* Döll. . . . . . 25

Bei 3.—6. Beginn einer Verbindung zwischen Ringzylinder und den Gefäßbündeln bei A.

IV$_2$ (cf. Figur 19).

Die Gefäßbündel A auf den inneren Ring rückwärts gestützt, ihre Scheide mit ihm verbunden.

Zahl der Kanten ca.

1. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *aurantiaca.* Bei a zeigen sich wieder die gleichen Zellen wie bei *Set. ital. max.* fa. *gigas* . 25—30
2. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *macrochaete* Kcke. . . . 36

$IV_3$ (cf. Figur 20).

Beginn der Verbindung zwischen Zylinder und Längsleisten, bald mehr bald weniger ausgesprochen.

| | | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|---|
| 1. | *Setaria macrostachya* H. B. K., fa. *typica;* bei a manchmal Gefäßbündel, bei b Ring zuweilen schwach | 30 |
| 2. | *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima,* fa. *californica;* bei a und b dasselbe | 24 |
| 3. | *Setaria italica* P. B., subsp. *Moharium,* fa. *praecox.* Bei a und b wie bisher | 16 |
| 4. | *Setaria verticillata* P. B., fa. *robusta;* bei a wie bei 1. | 22 |
| 5. | „ *dura* n. sp.[1]) | 45 |
| 6. | „ *Matsumurae* (Hack)[1]) | 30 |
| 7. | „ *reversipila* n. sp. | 30 |
| 8. | „ *javana* n. sp.[1]) | 16 |
| 9. | „ *aurea* Hochst., fa. *minor* **a** | 12 |
| 10. | „ *barbinodis* n. sp.[1]) | 20 |
| 11. | „ *leiocarpa* n. sp.[1]) | 24 |

$IV_4$ (cf. Figur 21).

Für diese Gruppe sind flache Kanten die Regel. Bei a in der Figur sind die Streben zuweilen schwach und mit Gefäßsträngen durchsetzt.

Diese Formen beobachtete ich an:

| | | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|---|
| 1. | *Setaria caledonica* Mez | 30 |
| 2. | „ *cordobensis* n. sp. | 40 |
| 3. | „ *pauciseta* Vasey | 40 |
| 4. | „ *Fibrigii* n. sp. | 50 |
| 5. | „ *Vatkeana* K. Sch. (meist Kanten fehlend, der Umfang fast kreisrund) | — |
| 6. | *Setaria macrosperma* Scribn. | 50 |
| 7. | „ *setosa* P. B., fa. *distans* | 60 |
| 8. | „ *aurea* Hochst., fa. *grandiflora* (dasselbe wie bei *Setaria Vatkeana*) | — |
| 9. | *Setaria aurea* Hochst., fa. *minor* **c** | 25 |
| 10. | „ *caudata* R. u. S., fa. *typica* **b** | 24 |
| 11. | „ *verticillata* P. B., fa. *Braunii* Mez. Der innere Zylinder ist sehr nahe an die Oberfläche geschoben | 55—60 |
| 12. | *Setaria aurea* Hochst., fa. *iridifolia* | 30 |
| 13. | „ *argentina* n. sp. | 60 |
| 14. | „ *imberbis* R. et Sch., fa. *purpurascens* | 30 |

Bei den Formen 12.—14. ist die Dicke des Ringes sehr gering, so daß hier die oben besprochene Tätigkeit des Stengels, sich bei Wasserverlust leicht zu kontrahieren, vorliegt.

$IV_{4a}$ (cf. Figur 22).

Durch sehr verstärkte Epidermis ergibt sich aus dem Typus $IV_4$ der vorliegende, welcher einen Doppelzylinder mit Innenstreben darstellt.

---

[1]) Bei allen diesen Formen sind die Kanten sehr flach.

Gefunden wurde diese Anordnung bei:

| | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|
| 1. *Setaria italica* P. B., subsp. *maxima*, fa. *philippinensis* Mez . . . | 30 |
| 2. „ *Kuntzeana* n. sp. . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 13—15 |

$IV_{4b}$ (cf. Figur 23)[1].

Die Epidermis ist sehr stark, der innere Ring tritt mit seinen Gefäßbündeln an sie heran, so annähernd dasselbe Schema wie $IV_{4a}$ ergebend:

| | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|
| 1. *Setaria verticillata* P. B., fa. *floribunda* A. Br. . . . . . . . . | 30 |
| 2. „ *setosa* P. B., fa. *typica* . . . . . . . . . . . . . . . | 30 |
| 3. „ „ „ „ fa. *onurus*; Epidermis nur stellenweise sklerenchymatisch . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 25 |

D.

V (cf. Figur 26).

Die erste Gruppe, in der Sklerenchymbelege in den Furchen auftreten:

| | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|
| 1. *Setaria polyneura* n. sp. Die Gefäßbündel sind häufig diesen Belegen genähert und mit ihnen zusammengeschlossen . . . . . . | 15 |
| 2. *Setaria cirrhosa* Fourn. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 35 |
| 3. „ *glauca*, fa. *abyssinica*. Stengelquerschnitt sehr unregelmäßig sternartig . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 5—6 |

VI. (cf. Figur 27).

Hier Beginn einer Verschmelzung des Ringes mit den Leisten am Grunde der Furchen.

Diese Anordnung zeigen:

| | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|
| 1. *Setaria Forbesiana* (Nees) Mez . . . . . . . . . . . . . . . | 12 |
| 2. „ *verticillata* P. B., fa. *adhaerens* A. Br. . . . . . . . . | 20 |
| 3. „ *imberbis* R. et Sch., fa. *penicillata* . . . . . . . . . . | 12 |
| 4. „ „ „ „ „ fa. *typica* . . . . . . . . . . . . | 16 |
| 5. „ „ „ „ „ fa. *villosa*[2] . . . . . . . . . . . | 8—10 |
| 6. „ *glauca* P. B., fa. *purpurascens*[2] . . . . . . . . . . . | 12 |
| 7. „ „ „ „ fa. *rubiginosa*. Der Ring sehr deutlich und stark . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . | 20 |
| 8. *Setaria italica* P. B , subsp. *Moharium*, fa. *mitis* Al. . . . . . . | 30 |
| 9. „ „ „ „ „ „ fa. *violacea* Al. . . . . . | 16 |

VII (cf. Figur 28).

Der Innenzylinder deutlich und stark mit den Leisten in den Furchen verbunden bei:

| | Zahl der Kanten ca. |
|---|---|
| 1. *Setaria veridis* P. B., fa. *viridescens* . . . . . . . . . . . . | 14 |
| 2. „ „ „ „ „ *sciurus*; sehr regelmäßiger Querschnitt . | 16 |
| 3. „ *italica* P. B., subsp. *Moharium*, fa. *pabulare* . . . . . . | 15 |

---

[1]) Auch in dieser Gruppe sind die Kanten sehr schwach.

[2]) In diesen Formen ist der Ring stellenweise schwächer.

Zahl der Kanten ca.

4. *Setaria italica* P. B., subsp. *Moharium*, fa. *Metzgeri* . . . . . . 20
5. „ „ „ „ „ „ fa. *paupera* Mez . . . . 11
6. „ *orthosticha* K. Sch. . . . . . . . . . . . . . . . . 18—20
7. „ *brachytricha* (Steud.) Mez . . . . . . . . . . . . . . 10
8. „ *atrata* Hackel . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 24
9. „ *rigida* Stapf; Kanten gegabelt . . . . . . . . . . . 20

VIIa (cf. Figur 29).

Der Innenzylinder in direkter Verbindung mit den Sklerenchymsträngen der Furchen, so daß er, sozusagen, selbst an die Oberfläche tritt. Oft ist auch die Epidermis an den Seiten der Kanten stark verdickt. Damit läßt sich — wie oben auseinandergesetzt — dieser Typus auf die Wellblechkonstruktion zurückführen.

Ich beobachtete ihn bei: Zahl der Kanten ca.

1. *Setaria imberbis* R. et Sch., fa. *latifolia* Döll. . . . . . . . . 7
2. „ „ „ „ „ fa. *gracilis* (sehr breite, mit 2 Leisten versehene Kanten) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6—7
3. *Setaria imberbis* R. et Sch., fa. *flava* (sehr regelmäßiger, 6 strahliger Stern im Querschnitt) . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6
4. *Setaria imberbis* R. et Sch., fa. *viridiseta* . . . . . . . . . . 24
5. „ *verticillata* P. B., fa. *aparine* Staud. . . . . . . . . . . 15
6. „ „ „ „ fa. *mixta*. Die Epidermis an den Seitenwänden der Furchen ist sehr stark . . . . . . . . . . . . 20
7. *Setaria glauca* P. B., fa. *pallens* . . . . . . . . . . . . . 10
8. „ „ „ „ fa. *laevigata* . . . . . . . . . . . . . 10
9. „ „ „ „ fa. *holcoides* (6 strahliger Stern im Querschnitt) 6
10. „ *geniculata* R. et Sch. . . . . . . . . . . . . . . . . 10
11. „ *Brownii* n. sp. (sehr große Kanten) . . . . . . . . . . 6
12. „ *viridis* P. B., fa. *breviseta* Döll. . . . . . . . . . . . 11
13. „ *Bussei* n. sp. (unregelmäßige Sternform des Querschnittes) 6
14. „ *dasyura* Schdl. Die Epidermis an den Seitenwänden der Furchen sehr stark; Sternform! . . . . . . . . . . . . . . 8—9
15. *Setaria Griesebachii* Fourn. . . . . . . . . . . . . . . . . 15
16. „ *latifolia* Scribn.; unregelmäßige, bald einfache, bald gabelige Kanten . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 25
17. *Setaria Ventenatii* Kth., sternförmiger Querschnitt . . . . . . 7
18. „ *aurea* Hochst., fa. *flexuosa* . . . . . . . . . . . . . 11
19. „ *italica* P. B., subsp. *Moharium*, fa. *japonica*; sehr unregelmäßige Kanten und Furchen . . . . . . . . . . . . . . . 20

E.

VIII (cf. Figur 31).

Dieser Typus ist als Kombination von $IV_4$ und VII aufzufassen: Verbindungsstreben des Zylinders mit den Strängen in den Spitzen der Kanten und im Grunde der Furchen: Zahl der Kanten ca

1. *Setaria macrostachya* H. B. K., fa. *patens* Döll. . . . . . . . . 60
2. „ *Schweinfurthii* n. sp. . . . . . . . . . . . . . . . 30

# 2. Über den Bau des Blattes von Setaria.

## I. Allgemeiner Teil.

Während die Stämme von *Setaria*, wie gezeigt wurde, eine relativ große Mannigfaltigkeit in der Anordnung der mechanischen Gewebe zeigten, sind die Blätter in dieser Gattung merkwürdig übereinstimmend gebaut.

Mit Ausnahme einer kleinen Gruppe zeigten sich in allen Fällen, wie die nächste Figur darstellt, auf der Oberseite und Unterseite sich entsprechende Sklerenchymleisten, zwischen welche Gefäßbündelstränge eingeschaltet waren.

Daß hier, obgleich sich die Sklerenchymbündel nur regelmäßig gegenüberliegen, von einer I-Trägerkonstruktion nicht die Rede sein kann, sondern nur von einer Einrichtung gegen die scheerenden, auf eine Zerreißung der Blattfläche hinwirkenden Kräfte von Wind, Wasserbewegung und dergleichen[1]), geht aus meinen Ausführungen über die mechanische Minderwertigkeit der hier als „Füllungen" in Betracht kommenden Gewebe hervor. An sich könnten die langgestreckten und verholzten Elemente des Xylems der Gefäßbündel recht wohl als genügend funktionierende Füllungen angesehen werden, aber sie grenzen in Wirklichkeit nicht beiderseits an die „Gurtungen", sondern diese stoßen überall an mechanisch schlecht funktionierende Gewebe (Gefäßbündelscheide), sowie einerseits auch an das mechanisch gleichfalls unwirksame, in der ganzen Pflanzenwelt des Druckschutzes bedürftige Phloëm. Wenn man die vom Standpunkt der Betrachtung der Sklerenchymgruppen als Torsionseinrichtungen nicht als zweckmäßig zu fordernde regelmäßige Opposition der Sklerenchymgruppen einer funktionellen Erklärung zuführen will, so können sie allein als der Torsionsfestigkeit dienende, aber in ihrer speziellen Lage mit der Funktion der Druckfestigkeit betraute Teile betrachtet werden.

Ich möchte mich hier besonders dagegen verwahren, daß ich alle Konstruktionen in Blättern, besonders in monokotylen Blättern, als Zug- und Torsionskonstruktionen ansehe. Wo, wie z. B. bei *Phormium tenax,* die Sklerenchymbündel in ihrer Substanz unverändert, nur nach der Mitte des Blattes zu verschmälert auftreten, (auf diese Weise also massive, gleichmäßig von Sklerenchymfasern gebildete Streben von der Oberseite zur Unterseite durchgehen), oder wo die Streben in der Mitte sich an einen festen, geschlossenen, den Druck tangential weiterleitenden Sklerenchymbelag der Gefäßbündel ansetzen, ist keinerlei Grund vorhanden, an deren Funktion als I-Träger zu zweifeln.

---

[1]) Noll, Physiologie in Strasburger, Lehrb. d. Botanik. p. 156.

Gleichfalls durchgängige Übereinstimmung aller Formen beobachtete ich bezüglich des auf Schubfestigkeit eingerichteten Blattrandes. Er zeigte überall die gleiche Struktur: sein Volumen war weder verringert noch erhöht, es fand sich nur ein ganz außen hinlaufender Strang dicken Sklerenchyms, das auf Ober- und Unterseite allmählich in die Epidermis verlief. Ich war also nicht imstande, auf Grund prinzipieller Verschiedenheiten ähnlich den z. B. von R. Hintz[1]) aufgestellten Formentypen Einteilungen vorzunehmen.

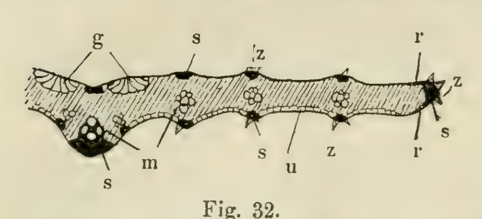


Fig. 32.
Schema eines Blattquerschnittes von *Setaria*.

Für die Falteinrichtungen der Blätter, welche sich bei *Setaria* stets nach der morphologischen Oberseite zu falten[2]), kommen in Betracht die von Tschirch als „Gelenkzellen“ bezeichneten Elemente, ferner weitlumige, nicht typisch nach Art der „Gelenkzellen“ angeordnete Zellen, denen bei der Faltung und Einrollung des Blattes wohl die gleiche Rolle zuzuschreiben ist, da bei eingetrockneten Blättern stets beobachtet wurde, daß sie zerknittert, ihre Wände geschrumpft waren, während sie im mit Wasser gefüllten Zustande prall und gedehnt waren.

Tschirch kennzeichnet sie als auf dem Boden der Längsrinnen stehende, dünnwandige, mit farblosem Zellinhalt versehene, stets chlorophyllfreie Zellen. „Ihre Wandung besteht aus reiner Cellulose und zeichnet sich durch Quellbarkeit aus.“ Entweder bildet sich nur eine Reihe von Epidermiszellen zu Gelenkzellen aus oder dieselben bilden einen größeren Gewebekomplex, den er mit dem Namen „Gelenkpolster“ belegt[3]). Die Tätigkeit dieser Zellen, die Einrollungsbewegungen der Grasblätter hervorzurufen, führt Tschirch zurück 1. auf die Quellbarkeit der Zellmembranen, 2. auf Turgeszenzänderung[3]). Im Gegensatz zu dieser Anschauung streitet Steinbrinck[4]) jeden Einfluß einer Turgeszenzänderung ab und sieht in der Erscheinung des Einrollens

---

[1]) R. Hintz in: Nova acta der Kgl. Leop.-Carol. Deutsch. Akad. der Naturforscher, Bd. LIV, Nr. 2, p. 108 ff. und Tafeln 1—3.

[2]) Trotz scheinbaren Gegenteils zuweilen, wo die Rippen nach oben statt, wie es sonst Regel ist, nach unten zu stärker hervorspringen.

[3]) Tschirch: Beiträge zur Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Pr. Jahrb. für wissensch. Botanik XIII, p. 544/568.

[4]) Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einiger Dünengräser. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellschaft 1908, p. 399/412.

der Blätter ausschließlich einen Einfluß der Kohäsionsverhältnisse des ganzen in den Geweben enthaltenen Wassers.

An dieser Stelle kann ich einschalten, daß außer Tschirch und Steinbrink für *Setaria viridis* speziell Lewton-Brain[1]) enorme Epidermiszellen als xerophytische Merkmale angab, welche er mit dem Namen „Motorzellen" belegte.

Da die Oberseite der Blätter oft reichlich mit Gelenkzellen oder demselben Zwecke dienenden weitlumigen Zellen überzogen ist, so ist — quasi als Ausgleich — die Unterseite häufig mit stärkeren Epidermiszellen, als es sonst der Fall ist, versehen, eine Einrichtung, die dazu geeignet ist, die Festigkeit des Blattes nicht zu sehr leiden zu lassen. — Weil die genannten Faltzellen der Oberseite stets, in allen zu besprechenden Fällen, größer sind als die der Unterseite, so ist es erklärlich, daß auch auf der Oberseite eine größere, ausgedehntere Zusammenziehung bei Wasserverlust eintreten muß als auf der Unterseite.

Für diejenigen Gruppen, für welche es in Betracht kommt, bemerke ich an dieser Stelle, daß die Zahl der zwischen den einzelnen Rippen auf der Oberseite liegenden Gelenkzellengruppen wechselt — in der Regel sind es eine bis zwei, in anderen Fällen mehr; sogar bis 6 Gruppen beobachtete ich. Als Einteilungsmerkmal benutzte ich diese Differenzen nicht, weil sonst wichtigere Unterschiede für die Gruppierung in Fortfall gekommen wären. Dagegen verwandte ich als Unterscheidungsmerkmal innerhalb der durch die besonderen Formen der Faltzellen gezogenen Grenzen das Vorhandensein und die Stärke der Mittel- oder Hauptrippe.

Ich unterschied 7 Formen derselben

1. Die Hauptrippe fehlt
2. Die H-r. ist sehr schwach
3. „ „ „ schwach
4. „ „ „ mäßig
5. „ „ „ mitttelstark
6. „ „ „ stark
7. „ „ „ sehr stark

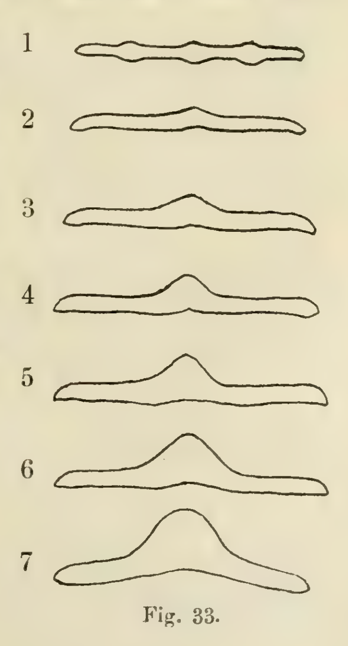


Fig. 33.

[1]) Lewton-Brain, L.: On the anatomy of the leaves of British grasses. Trans. Linn. Soc. London. Bot. sér. VI, 1904, p. 315—359.

Nach der Ausbildung und dem Vorhandensein der Faltzellen dagegen bildete ich die folgenden Formengruppen:

A.

Weder auf der Oberseite noch auf der Unterseite fanden sich Gelenkzellen oder sonst zum Zwecke des Faltens typische, weitlumige Zellen, sondern das ganze innere Blattgewebe war weitlumig und zart. Da sich bei den Formen dieser Gruppe nur auf der Unterseite sklerenchymatische Festigungselemente zeigten, dagegen auf der Oberseite entweder gar keine, oder höchstens über der Mitte des Blattes eine Lage dickwandiger Epidermiszellen, so ist es klar, daß auch keine besonderen Faltzellen vorhanden zu sein brauchen, da die Oberseite der Einrollung des Blattes keinen Widerstand entgegensetzen kann. Die weitlumige Beschaffenheit des Innengewebes genügt vollkommen, diesen Vorgang zu bewerkstelligen.

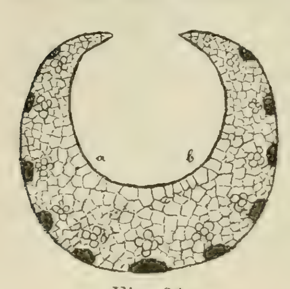


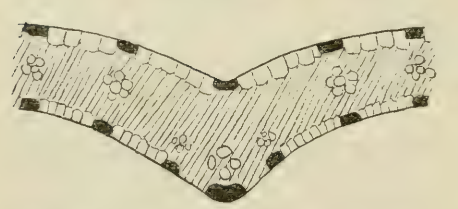
Fig. 34. Blattquerschnitt der Gruppe A.

B.


Fig. 35. Blattquerschnitt der Gruppe $B_1$.

$B_1$. Auf der ganzen Oberseite finden sich weitlumige Zellen (nicht typische Gelenkzellen) verteilt.

Auf der Unterseite sind überhaupt keinerlei derartige Zellen vorhanden.


Fig. 36. Blattquerschnitt der Gruppe $B_2$.

$B_2$. Wie bei $B_1$ auf der Oberseite weitlumige Zellen; auf der Unterseite gleichfalls, nur daß sie hier etwas kleiner sind als die der Oberseite.

C.


Fig. 37. Blattquerschnitt der Gruppe $C_1$.

$C_1$. Die Oberseite zeigt Gelenkzellen, und zwar nur über der Hauptrippe in zwei Gruppen; dagegen befinden sich auf der Unterseite keinerlei dem Falten dienende Elemente.

$C_2$. Hier ist dasselbe wie bei $C_1$ auf der Oberseite der Fall, dagegen zeigen sich in diesem Typus auf der Unterseite zerstreut weitlumige Zellen.

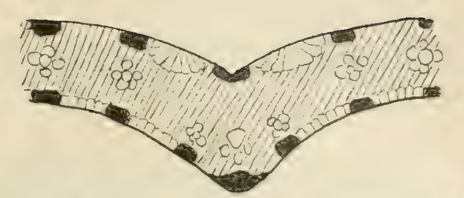


Fig. 38. Blattquerschnitt der Gruppe $C_2$.

D.

$D_1$. Auf der ganzen Oberseite liegen verteilt Gelenkzellen in Gruppen, die Unterseite ist gänzlich frei von Faltzellen.

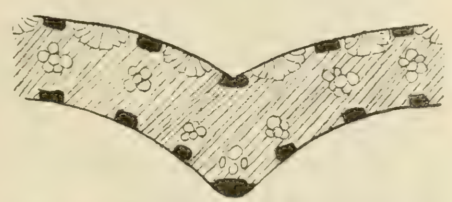


Fig. 39. Blattquerschnitt der Gruppe $D_1$.

$D_2$. Hier findet sich dieselbe Anordnung wie bei $D_1$, aber im Gegensatz dazu zeigt die Unterseite zerstreut kleinere „weitlumige" Zellen.



Fig. 40. Blattquerschnitt der Gruppe $D_2$.

$D_3$. Auch hier auf der Oberseite die gleiche Ausbildung wie bei $D_1$ und $D_2$; die Unterseite aber besitzt den Gelenkzellen der Oberseite entsprechende Gruppen größerer Zellen.

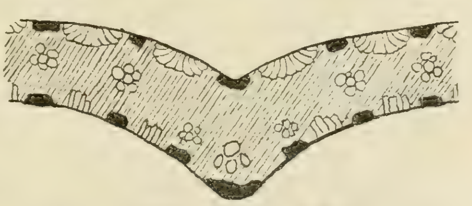


Fig. 41. Blattquerschnitt der Gruppe $D_3$.

$D_4$. Diese Gruppe schließlich zeigt bezüglich der Oberseite die gleiche Einrichtung wie die anderen Formen von D, die Unterseite aber weist über ihre ganze Ausdehnung verteilt größere, weitlumige Zellen auf.

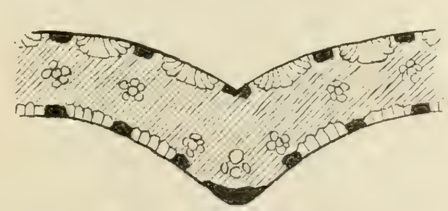


Fig. 42. Blattquerschnitt der Gruppe $D_4$.

## II. Aufstellung der Gruppen nach den gefundenen Typen.

(O = Oberseite, U = Unterseite.)

### A.

In dieser Gruppe war eine Ausbildung einer typischen Hauptrippe nicht zu beobachten, auf O und U keinerlei Faltzellen. Hierher gehören:

*Setaria Kuntzeana* n. sp.
„ *orthosticha* K. Sch.
„ *caudata* R. et Sch. *typica* **b**.
„ *paucifolia* Linden.
„ *javana* n. sp.

### B.

$B_1$. O: verteilt weitlumige Zellen,
U: keinerlei Faltzellen.

| | Hauptrippe: |
|---|---|
| *Setaria Matsumurae* Hack. | schwach |
| „ *italica* P. B. *maxima*, fa. *californica* | schwach |
| „ *macrostachya* H. B. K., fa. *patens* | mäßig |
| „ *intermedia* R. et Sch. | mittelstark |

$B_2$. O: verteilt weitlumige Zellen,
U: „ „ „ , nur kleiner.

| | Hauptrippe: |
|---|---|
| *Setaria Forbesiana* (Nees) Mez | keine |
| „ *Hassleri* n. sp. | keine |
| „ *verticillata* P. B., fa. *oblongata* | schwach |
| „ „ „ „ „ *ambigua* | schwach |
| „ *Schiedeana* n. sp. | schwach |
| „ *rariflora* Presl. | schwach |
| „ *flabellata* Stapf. | schwach |
| „ *caudata* R. et Sch. *typica* **a** | schwach |
| „ *scandens* Schrd., *typica* | schwach |
| „ *aurea* Hochst., fa. *flexuosa* | schwach |
| „ *Brownii* n. sp. | schwach |
| „ *italica* P. B. *Moharium*, fa. *japonica* | schwach |
| „ *hereroensis* n. sp. | schwach |
| „ *Ventenatii* Kth. | mäßig |
| „ *corrugata* R. et Sch. *typica* | mäßig |
| „ *brachytricha* (Steud.) Mez | mäßig |
| „ *glauca* P. B., fa. *abyssinica* | mäßig |
| „ „ „ „ „ *chrysantha* | mäßig |
| „ „ „ „ „ *typica* | mäßig |
| „ *longiseta* P. B. | mäßig |
| „ *verticillata* P. B., fa. *aparine* | mäßig |
| „ *aurea* Hochst., fa. *rubiginosa* | mäßig |
| „ *aurea* Hochst. fa. *minor* **b** | mittelstark |
| „ *magna* Griseb. | mittelstark |
| „ *semirugosa* Kth. | stark |

| | Hauptrippe: |
|---|---|
| *Setaria cirrhosa* Fourn. | sehr stark |
| „ *Palmeri* | |
| „ *polyneura* n. sp. | |
| „ *effusa* Fourn. | |

## C.

**$C_1$. O: Gelenkzellen nur in 2 Gruppen auf der Oberseite,
U: keinerlei Faltzellen.**

| | |
|---|---|
| *Setaria Merkeri* n. sp. | schwach |
| „ *italica* P. B. *Moharium*, fa. *paupera* | |
| „ „ „ „ „ „ *nuda* Mez | |
| „ *verticillata* P. B., fa. *Miquelii* | mäßig |
| „ „ „ „ „ *adhaerens* | |
| „ „ „ „ „ *robusta* | mittelstark |
| „ „ „ „ „ *Braunii* | |
| „ „ „ „ „ *porphyrochaete* | stark |

**$C_2$. O: wie $C_1$,
U: zerstreut weitlumige Zellen.**

| | |
|---|---|
| *Setaria verticillata* P. B., fa. *antrosa* | schwach |
| „ *oplismenoides* n. sp. | |
| „ *aurea* Hochst., fa. *pallida* | mäßig |
| „ *verticillata* P. B., fa. *mixta* | mittelstark |
| „ *aurea* Hochst., fa. *iridifolia* | stark |

## D.

**$D_1$. O: Gelenkzellen in Gruppen verteilt,
U: keinerlei Faltzellen.**

| | |
|---|---|
| *Setaria Schweinfurthii* n. sp. | keine |
| „ *atrata* Hack. | |
| „ *leiocarpa* n. sp. | |
| „ *dasyura* Schdl. | sehr schwach |
| „ *Holstii* n. sp. | |
| „ *vaginata* P. B. | |
| „ *verticillata* P. B., fa. *squamosa* | |
| „ *Fiebrigii* n. sp. | |
| „ *verticillata* P. B., fa. *brevista* | schwach |
| „ *scabrifolia* Kth. | |
| „ *Vatkeana* K. Sch. | |
| „ *argentina* n. sp. | |
| „ *impressa* Nees | mäßig |
| „ *pauciseta* Vasey | |
| „ *abyssinica* Hack. | |
| „ *viridis* P. B., fa. *purpurascens* | |
| „ „ „ „ „ *viridescens* | |
| „ *italica* P. B., *maxima*, fa. *gigas* | |
| „ „ „ „ „ „ *aurantiaca* | |
| „ *sagittifolia* (Hochst.) Mez | |
| „ *biflora* Hbd. | |

| | Hauptrippe: |
|---|---|
| *Setaria Gerardi* Stapf. | mäßig |
| „ *membranifolia* n. sp. | |
| „ *mombassana* m. sp. | |
| „ *italica* P. B. *Moharium*, fa. *praecox* | mittelstark |
| „ „ *maxima*, fa. *rubra* | |
| „ „ „ „ *comosa* | |
| „ „ „ „ *philippinensis* | |
| „ *Berlandieri* n. sp. | |
| „ *nigrirostris* Dur. et Schinz | |
| „ *Faberii* n. sp. | |
| „ *dura* n. sp. | stark |
| „ *verticillata* P. B., fa. *respiciens* | |
| „ „ „ „ „ *floribunda* | |
| „ *incrassata* Hochst. | |
| „ *reversipila* n. sp. | |
| „ *rigida* Stapf | sehr stark |

$D_2$. O: wie bei $D_1$,
U: mittlere Zellen zerstreut.

| | |
|---|---|
| *Setaria Dielsii* n. sp. | schwach |
| „ *tenacissima* Schrad. | |
| „ *acromelaena* Hochst. | |
| „ *italica* P. B. *maxima*, fa. *lobata* | |
| „ „ „ „ „ „ *macrochaeta* | mäßig |
| „ „ „ „ *Moharium*, fa. *Metzgeri* | |
| „ *polystachia* Scheele | mittelstark |
| „ *cordobensis* n. sp. | |

$D_3$. O: wie bei $D_1$ und $D_2$,
U: den Gelenkzellen Gruppen mittlerer Zellen entsprechend.

| | |
|---|---|
| *Setaria setosa* P. B., fa. *onurus* | schwach |
| „ *viridis* P. B., fa. *breviseta* | |
| „ „ „ „ „ *interrupta* | mäßig |
| „ *italica* P. B., *Moharium*, fa. *mitis* | |
| „ *setosa* P. B., fa. *typica* | mittelstark |
| „ *caledonica* n. sp. | |
| „ *setosa* P. B., fa. *distans* | stark |
| „ *italica* P. B., *maxima*, fa. *longiseta* | |
| „ *caudata* R. et Sch., fa. *typica* c | |

$D_4$. O: wie $D_1$—$D_3$,
U: verteilt größere Zellen.

| | |
|---|---|
| *Setaria imberbis* R. et Sch., fa. *villosa* | keine |
| „ „ „ „ „ „ *purpurascens* | |
| „ *flabellata* Stapf., fa. *typica* | |
| „ *aurea* Hochst., fa. *grandiflora* | |
| „ *imberbis* R. et Sch., fa. *latifolia* | sehr schwach |
| „ *Bussei* n. sp. | |

| | Hauptrippe: |
|---|---|
| *Setaria scandens* Schrad., fa. *grandiflora* | sehr schwach |
| ,, *aurea* Hochst., fa. *minor* **a** | |
| ,, *caudata* R. et Sch., fa. *minor* | |
| ,, *imberbis* R. et Sch., fa. *flava* | schwach |
| ,, ,, ,, ,, ,, ,, *gracilis* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, ,, *typica* | |
| ,, *italica* P. B. *Moharium,* fa. *pabulare* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, ,, *brunnea* | |
| ,, *macrosperma* Scribn. | |
| ,, *verticillata* P. B., fa. *pyramidalis* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *typica* | |
| ,, *macrostachya* H. B. K., fa. *composita* | mäßig |
| ,, *Grisebachii* Fourn. | |
| ,, *barbinodis* n. sp. | |
| ,, *aurea* Hochst., fa. *typica* | |
| ,, *italica* P. B., *maxima,* fa. *breviseta* | |
| ,, ,, *Moharium,* fa. *violacea* | |
| ,, *glauca* P. B., fa. *elata* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *laevigata* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *virescens* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *holcoides* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *purpurascens* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *rubiginosa* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *diminuta* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *pauciflora* | |
| ,, ,, ,, ,, ,, *pallens* | |
| ,, *imberbis* R. et Sch., fa. *penicillata* | mittelstark |
| ,, *aurea* Hochst., fa. *minor* **c** | |
| ,, *latifolia* Scribn. | |
| ,, *verticillata* P. B., fa. *brasiliana* | |
| ,, *viridis* P. B., fa. *sciurus* | stark |
| ,, *geniculata* R. et Sch. | |
| ,, *macrostachia* H. B. K., fa. *typica* | |
| ,, *imberbis* R. et Sch., fa. *viridiseta* | |

## 3. Das morphologische System von Setaria.

I. *Paleae floris ♂-♀ quam gluma tertia multo breviores, chartaceae, prominulo-punctulatae nec rugosae. Inflorescentia 2 — pinnatim laxiuscule paniculata ramis elongatis, egregie unilateraliter spiculigeris:* Mexico.

Subgen. I. *Joxophorus* Schdl. (Gen.).

A. *Gluma secunda* 9-*nervia:*

*Setaria effusa* Fourn.

B. *Gluma secunda plurinervia*

1. *Gluma secunda* 11-*nervia*

*Plantae humiles* (± 0,25 m *altae*), *inflorescentia pauciflora, setis quam spiculae vix longioribus:*

*Setaria Schiedeana* Fourn.

*Planta elata (metralis vel ultra), inflorescentia ∞-flora, setis spiculas superantibus:*

*Setaria cirrhosa* Fourn.

2. *Gluma secunda* 15-*nervia:*

*Setaria polyneura* Herrmann.

(„Setaria polyneura nov. spec.
Perennis, gracilis, florifera 0,3-0,4 m alta. Folia vaginis acute carinatis, cum margine glaberrimis, laevibus; ligulis conspicuis, crenulatis, margine brevissime pilosis; laminis anguste lanceolatis, basi superioribus saltem manifeste rotundatim contractis, apice breviter acutis, ± 0,1 m longis et 10 mm latis, membranaceis, nervo medio tenui praeditis, utrimque glabris laevibusque. Culmi graciles, geniculatim ascendentes, subangulati, cum nodis glaberrimis, apicem usque laeves. Inflorescentia submultiflora, optime laxiusculeque 2-pinnatim paniculata e spicis ± 12 suberectis pauloque incurvis vel rarius rectis, usque ad 50 mm longis, superioribus brevioribus, spiculas strictissime unilaterales gerentibus composita, ± 0,1 m longae et 45 mm diam. metiens; axibus angulatis, scabro pilosulis; spiculis cum setis singulis subaequilongis vel paullo tantum longioribus consociatis, acutis, glabris, virentibus, ± 4 mm longis; gluma 1. spiculam ad 1/4 aequante, ex elliptico asymmetrice subacuminata, 5-7-nervia; gluma 2. quam sequens sat breviore, ex elliptico anguste rotundata, 15-nervia; gluma 3. spiculae longitudine, priori isomorpha sed 7-nervia, in axilla florem perfectum ♂ cum palea maxima fovente; paleis floris ♂-♀ quam gluma 2. sat brevioribus, pergamaceis, stramineis, fere laevibus, apice rotundatis et inferiore medio minute acuminulata.

Mexico, bei Acaponeta, Tepic. (Lamb. No. 537). — Herb. Berlin, Boiss.")

II. *Paleae floris ♂-♀ glumam tertiam aequantes vel superantes, rigidae vel raro coriaceae, transverse rugosae vel raro laeves. Inflorescentia saepissime contracta, spiciformis, raro laxe 2-pinnata, ramulis rarissime unlilateraliter, saepissime quaquaverse spiculigeris:*

Subgen. II. *Eusetaria* Herrm.

AA. *Flos spiculae inferioris ♂ fertilis palea maxima, floris ♂-♀ paleas subaequante vel minute tantum breviore, per anthesin saepissime emergente instructus. Gluma 2. quam spicula fere constanter (exceptis Setaria incrassata, brachytricha) multo brevior.*

A. *Inflorescentiae ramuli manifesti elongatique, pluriflori:*

1. *Inflorescentiae ramuli distiche florigeri;* Africa.

a. *Folia insignissime sagittata.*

x) *Glumae* 2, 3 = 5-*nervia:*

*S. sagittifolia* (Hochst.) Mez.

xx) *Glumae* 2, 3 = 9-*nervia:*

*S. hereroensis* Herrm.

(„Setaria hereroensis nov. spec.

Perennis, stolonibus elongatissimis latissime repens, florifera 0,3 m alta, glauca, glaberrima. Folia vaginis quam internodia longioribus, carinatis, laevibus; ligulis manifestis, truncatis, margine breviter pilosulis; laminis basi optime sagittata utrimque in lobos acutissimos usque ad 10 mm longos producta quam maxime insignibus, cet. linearibus, apice filiformi acutissimis, ± 0,13 m longis et 5 mm latis chartacaeis, nervo medio valido praeditis, utrimque minute scabridulis. Culmi subteretes, glabri laevesque. Inflorescentia speciminis typice fere sessilis, submultiflora, verticillata 2-pinnatim paniculata, basi manifeste interrupta cet. densa spiciformis, apice acuta 0,12 m longa et 13 mm diam. metiens; axi gracili, multiangulato, minute scabrido; spicis suberecto-erectis, usque ad 14 mm longis, secus axim angulatam, scabridam 2-seriatim spiculas usque ad 8 brevissime pedicillatas, nonnullas cum setis brevissimis tenerisque, semper satis obscuris consociatas procreantibus; spiculis tumidulis, ± 2,5 mm longis, teneris, pallide viridibus; gluma 1. magna spiculam fere ad $^1/_2$ aequante, ex ovato late acutiuscula, 3-nervia; gluma 2. quam paleae ♂-♀ paullo breviore, ex ovato-elliptico obtusa apiceque imposite mucronulata, 9-nervia; gluma 3. priorem multo superante, ex elliptico rotundata itemque imposite mucronulata, 5-nervia, in axilla florem perfectum ♂ cum palea maxima fovente; paleis floris ♂-♀ apice minutissime pilosulis, rigidis, lutescentibus, rugosis.

Deutsch Südwest-Afrika, Hereroland, bei Omaruru an Felsen, im Februar blühend. (Dinter No. 1430.) — Herb. Berlin.")

b. *Folia haud sagittata*

x) *Paleae valde rugosae:*

*S. longiseta* P. B.

xx) *Paleae laevissimae* — cf. *S. magna* Griseb.

2. *Inflorescentiae ramuli quaquaverse florigeri;* America austr.:

*S. dura* Herrm.

(„Setaria dura nov. spec.

Perennis, e rhizomate valido polycephalo fasciculatim proveniens, florifera 1,0-1,5 m alta, valida. Folia vaginis dorso rotundatis non nisi apicem versus leviter obscureque carinulatis, glaberrimis, laevibus; ligulis brevissimis, longe pilosis; laminis

anguste linearibus, basi nullo modo contractis, apicem setulato-pungentem versus sensim acutissimis, rigidis, ± 0,4 m longis et 7 mm latis saepius angustioribus, siccis longitudinaliter convolutis, nervo medio sueto obscuro praeditis, glaberrimis laevibusque. Culmi strictissime erecti, validi, subteretes vel paullo angulati, glaberrimi, summum apicem usque laeves. Inflorescentia submultiflora, basi saepius paullo interrupte cet. dense spiciformis, tenuiter cylindrica, ± 0,13 m longa et 10 mm diam. metiens; pallide virens vel straminea; axi valido, minutissime scabrido; ramulis brevibus sed semper manifestis infirmis usque ad 15 mm longis mihi visis, strictissime erectis; spiculis cum setis singulis, constanter undulatis consociatis, breviter stipitatis, glabris, virentibus vel stramineis, 2,5-3,0 mm longis; glumis validissime venosis, prima spiculam ad $^1/_3$ aequante, e squamiformi acuminata vel acutiuscula, 3-nervia, gluma 2. ex elliptico acuminata, 5-7-nervia, spiculam vix medium usque aequante; gluma 3. ex elliptico obtusa, item 5-7-nervia, in axilla florem perfectum ♂ cum palea maxima, glabra, brunnea, paleas sequentes ♂-♀ aequante et per anthesim emergente fovente; paleis floris ♂-♀ alutaceis, rigidis, bene nitidulis vel saepius nitidis, crasse rugosis apicem versus laevescentibus.

Brasilien, Minas Geraes ohne Standortsangabe (Sallow, Widgren); Paraguay, am Oberlauf des Flusses Apa (Haßler No. 8183), -- Herb. Berlin, Stockholm.")

B. *Inflorescentiae ramuli quam maxime abbreviati, subdigitatim* 1-2(-3)-*spiculati.*

1. *Paleae floris* ♂-♀ *haud transverse rugosae vero longitudinaliter striatulae,* Africa austr.

   *S. Gerardi* Stapf.

2 *Paleae floris* ♂-♀ *manifeste transverse rugosae.*

a. *Culmi nodi pilosi.*

x) *Gluma* 2. *fere spiculae longitudine,* 5-*nervia, Abyssinia.*

*S. incrassata* Hochst.

xx) *Gluma* 2. *brevior.*

§) *Gluma* 2. 5-*nervia*

&) *Spiculae* 2-3-*nae; palea* ♂-♀ *inferior apicem usque rugosae. Abyssinia.*

*S. abyssinica* Hack.

&&) *Spiculae singulae; palea* ♂-♀ *inferior apicem versus laevis,* Africa trop. orient.

*S. Merkeri* Herrm.

(„Setaria Merkeri, nov. spec.

Imperfecte cognita. Folia culmi summa vaginis haud carinatis, secus margines pilis patentibus, e tuberculis regulariter seriatis provenientibus ciliatis cet. glabris, laevibus; ligulis margine breviter pilosis; laminis linearibus, basi manifeste rotundatim contractis, apice sensim acutissimis, ad 0,35 m longis et 10 mm latis, chartaceis, nervo medio obscuro praeditis, praeter faucem supra dissite longeque pilosam glabris, laevibus. Culmi infra nodos dense erecteque pilosos tuber-

culatim strigosi, summo apice scaberrimi. Inflorescentia subpauciflora, basi interrupte cet. dense spiciformis, tenuis, ± 0,16 m longo et 7 mm diam. metiens; axi subtereti, dense patenterque piloso; ramulis quam maxime abbreviatis, 1-spiculatis; spiculis cum setarum erectarum, apice praemorsarum et hic nigrescentium cet. stramineariun fasciculis amplis consociatis, bene asymmetricis, glabris, 3,3-3,5 mm longis, gluma 1. spiculam ad 1/2 aequante, elliptica, apice rotundata, valide 5-nervia; gluma 2. spiculam ad 4/5 aequante, ex elliptico apice obtusa medioque minute acuminulata, item 5-nervia; gluma 3. priori isomorpha sed apice haud acuminulata, spiculae longitudine, in axilla florem perfectum ♂ cum palea maxima fovente; paleis floris ♂-♀ rigidis, stramineis nitidulis, basim versus bene apice vix rugosis, inferiore ex elliptico acuminata.

Deutsch-Ostafrika: Umbugere und Iraku, Rand des ostafrikanischen Grabens. (Merker No. 189) — Herb. Berlin.")

§§) *Gluma* 2. = 7-9-*nervia*

&) *Gluma* 1. = 7-*nervia;* Africa orient. trop.

*S. Holstii* Herrm.

("Setaria Holstii nov. spec.

Perenis, e rhizomate erecto, polycephalo, vaginis glabris induto fascilulatim proveniens, florifera semimetralis vel paullo ultra. Folia apicem versus carinatis margine ciliatis, dorso glabris laevibusque; ligulis longe pilosis; laminis linearibus, basi haud vel supremis perobscure contractis, apice sensim acutissimis, ± 0,2 m longis et 8 mm latis, chartaceis, nervo medio tenui praeditis, supra et fauce densis et facie laxe pilosis vel utrimque praeter faucem glabris, supra scabris. Culmi validi, erecti, praeter nodos bene barbatos glabri, subangulati, laeves vel summo apice tantum scabridi. Inflorescentia basi constanter medium usque saepius breviter interrupta, laxius densiusve spiciformis, cylindrica, apicem versus acuta, usque ad 0,22 m longa et 8 mm diam. metiens mihi visa; axi angulato, piloso; ramulis omnibus aequaliterque valde abbreviatis, 1-3-spiculatis; spiculis cum setis compluribus brevibus, antrorsum scabris, validis consociatis, glabris, valde asymmetrice tumidis, ± 3,0 mm longis; gluma 1. spiculam ad 1/2 vel fere ad 1/2 aequante, ovato elliptica, apice rotundata mucronulataque, 7-nervia; gluma 2. spiculam ad 3/4-4/5 aequante, ex elliptico obtusa, 7-9-nervia; gluma 3. spiculae longitudine, priori isomorpha, sed 5-nervia, in axilla florem perfectum ♂ cum palea maxima, per anthesim emergente fovente; paleis ♂-♀ rigidis, stramineis panirugulosis, nitidulis, inferiore, dorso prope apicem macula magna fuscoviolacea vel atrobrunnea insigni.

Trop. Ostafrika. Usambara bei Lutunde (Holst. No. 3271 e. p.) bei Pongere (Amani-Inst. No. 630). Wiesen bei den Ruvudörfern am Pangani (Holst. No. 3992) — Herb. Berlin.")

&&) *Gluma* 1. = 5-*nervia;* Africa austr.
*S. nigrirostris* Dur. et Schinz.
b. *Culmi nodi glabri.*
x) *Gluma 2. fere spiculae longitudine.*
§) *Gluma* 2. = 7-*nervia.* Africa orient. trop.
*S. mombassana* Herrm.

(„Setaria mombassana nov. spec.
Perennis, florifera semimetralis, validissima. Folia vaginis nullo modo carinatis, praeter marginem optime ciliatum glabris laevibusque; ligulis longe pilosis; laminis linearibus, basi sensim angustatis apice longe acutissimis, ± 0,4 m longis et 10 mm latis, nervo medio manifestiore destitutis, chartaceis, glabris, praesertim subtus optime scabris. Culmi stricte erecti, validi, cum nodis glabri, praeter summum apicem usque brevibus spatiis interrupta cet. optime spiciformis, cylindrica apice vix acuta, ± 0,18 m longa et 15 mm diam. metiens., pallide virens; axi valido, dense papilloso-scabrido et dissite longe piloso; ramulis aequaliter brevissimis, 1-3-spiculatis; spiculis optime tumidis, glabris, 3,0 mm longis; gluma 1. spiculam ad $^1/_2$ vel paullo ultra aequante, ovata, apice rotundata mucronulataque, 7-nervia; gluma 2. fere spiculae longitudine, e latissime elliptico apice optime emarginata et medio minute mucronulata, 7-nervia; gluma 3. quam praecedens paullo longiore, quam paleae ♂-♀ evolutae minute breviore, e latissime elliptico rotundata, 5-nervia in axilla florem perfectum ♂ cum palea maxima, per anthesim emergente fovente; paleis floris ♂-♀ acutis, rigidissimis, valde rugosis, nitidulis, stramineis, inferiore dorso prope apicem macula magna fuscopurpurea notata.
O s t a f r i k a: bei Mombassa (Hildebrandt No. 1953) — Herb. Berlin.")

§§) *Gluma* 2. = 5-*nervia.* Chile.
*S. brachytricha* (Steud) Mez.
xx) *Gluma 2. quam spicula multo brevior.*
§) *Species constanter annua, e radicibus fibrosis simplex vel saepissime fasciculatim ramosa, nec rhizomate instructa.*
*S. glauca* P. B.
§§) *Species perennes, stolonigerae vel rhrizomate praeditae.*
0) *Gluma* 3. *constanter* 5-*nervia.*
+) *Gluma* 2. *spiculam ad* $^1/_2$-$^3/_4$ *aequans.*
&) *Setae ad spicularum constanter solitariarum basin* 2-4, *brevissimae.* Africa orient. trop.
*S. Bussei.* Herrm.

(„Setaria Bussei. nov. spec.
Perennis e rhizomate elongato tenuique stoloniformi fasciculatim proveniens, florifera vix semimetralis, tenuis gracilisque. Folia radicalia per authesin delapsa, culmi subpauca, vaginis superne ± acute angulatis, glabris laevibusque; ligulis arcuatis, adeo brevissime ad marginem pilosis, ut saepius glabras aestimares; laminis erectis, anguste linearibus, basi haud manifestius contractis, apice sensim acutissimis, ± 140 mm longis et 2,5 mm

latis, rigidulis, nervo medio subtus acute prosiliente percursis, praeter pilos paucos longosque supra prope faucem reperiendis glaberrimis, laevibus, margine non nisi angustissime zonulatis nec manifestius scabris. Culmi gracillimi, erecti vel ascendentes, subangulati, cum nodis glaberrimi, non nisi summo apice scabridi. Inflorescentia pauci-vel subpauciflora, densissima spiciformis, cylindrica, apice haud attenuata, ± 20 mm longa et 5 mm diam., setis paucis brevibusque (spiculas non nisi paullo superantibus) virentibus insignis, folia perlonge superans; rhachi non nisi brevissime puberula; ramulis brevissimis, praeter spiculam singulam setas paucas undulatas, laeves vel minutissime scabridulas gerentibus; spiculis suberectis, glaberrimis, acutis, 2,3-2,5 mm longis; glumis virentibus, tenuiter venosis, prima spiculam fere ad $^1/_2$ aequante, acuta vel obtusiuscula, 3-nervia; gluma 2. spiculam ad $^3/_4$-$^4/_5$ aequante, apice rotundata minuteque acuminulata, 5-nervia; gluma 3. quam palea ♂-♀ manifeste longiore, praecedenti isomorpha et item 5-nervia, in axilla florem ♂ perfectum cum palea magna fovente; palea floris ♂-♀ inferiore apice rotundata impositeque acuminulata, ossea, nitida, minute nunc minutissime rugosa, matura brunnea vel castanea; palea inferiore apice acuta, dorso secus marginem optime carinata.

Ostafrika. Mpatila-Plateau; bedeckt auf große Strecken die freien Flächen des Baumporis. (Busse 1106); Sansibar (Stuhlmann) — Herb. Berlin.")

&&) *Setae fasciculi cuiusque munerosae.*

.) *culmorum nodi barbati.*

cf. *S. abyssinica.* Hack.

..) *culmorum nodi glabri.*

/ *Inflorescentiae setae rubiginosae vel aureae.* Africa.

—) *Caespites e rhizomatibus brevibus erectisque (haud stolonaceis) provenientes; si folia radicalia flabellata, tunc spicularum fasciculi* 2-3-*spiculati: S. aurea* Hochst.

=) *Caespites e rhizomatibus elongatis horizontalibus (stolonibus) provenientes; fasciculi semper* 1-*spiculati; folia bene flabellata:*

*S. flabellata* Stapf.

// *Inflorescentiae setae virentes.*

—/ *glumae* 1, 2. *acutae; folia flabellata;*

cf. *S. flabellata* Stapf.)

=/ *Gluma* 1. *et praesertim* 2. *rotundatae; folia haud flabellata.* America austr.

*S. dasyura.* Schdl.

++) *Gluma* 2. *spiculam ad* $^4/_5$ *aequans;* America trop.

*S. geniculata* R. et Sch.

00) *Gluma* 3. *nervis lateralibus nunc tota longitudine nunc basi et saepius unilateraliter tantum duplicatis* 6-7-*nervia.* America calidior: *S. imberbis* R. et Sch.

BB. *Spiculae flos inferior nunc rarissime ♂-♀, nunc saepissime staminibus abortivis, sterilis, palea aut nulla aut ± reducta; (Gluma 2. spiculam aequans vel quam illa brevior.)*

A. *Gluma secunda tertiam large superat; spiculae breviter dissitequepilosulae.* Ins. Sandvic. *S. biflora* Hbd.

B. *Gluma secunda brevior ac tertia.*

1. *Palea floris ♂ omnino deest; spiculae omnibus (exepta S. rariflora) angustae, lanceolatae sensimque acutae.*

a. *gluma 2. fere spiculae longitudine, cum praecedente pilosa.*
Argentina — *S. Kuntzeana* Herrm.

(„Setaria Kuntzeana nov. spec.

Chamaeraphis setosa var. caudata fa. pubescens O. K. Perennis, e radicibus fibrosis fasciculatim rhizomata compluria brevissima, erecta foliorum vaginis induta, paullo bulbose incrassata proferens, sat imperfecte tantum cognita florifera ut videtur semimetralis vel ultra, dura robustaque. Folia vaginis haud carinatis, glabris vel infimis basin versus pilosis; ligulis longe pilosis; laminis, anguste linearibus, irregulariter flexuosis, basi haud contractis, apicem versus sensim acutissimis, ± 0,2 m longis et 4 mm latis, rigidulis, nervo medio tenui praeditis, glabris laevibusque. Culmi erecti, validi, subteretes, praeter nodos dense erecteque pilosos glabri laevesque. Inflorescentia subpauci-vel submultiflora, densisissime tenuiterque cylindrice spiciformis, e ramulis inferioribus mediisque subaequalibus usque ad 10 mm longis, strictissime erectis axique primario dense piloso adpressis, unilateraliter extrorsum spiculas ± 4 gerentibus composita, albidovirens, pedicellis lanatis spiculisque dissite sed manifeste pilosis maxime insignis; spiculis teretibus, nullo modo asymmetricis, acutis, ± 3,0 mm longis, pallidis; gluma 1. maxima spiculam ad $^1/_2$ vel paullo ultra aequante, triangulari, acuta, 3-nervia, dorso margineque optime pilosa; gluma 2. fere sequentis longitudine, ex elliptico apice rotundate impositeque minute acuminulata, 5-vel 7-nervia, secus marginem breviter pilosula; gluma 3. praecedentis forma et nervatione, sed glabra, in axilla nec florem nec paleae rudimentum fovente; paleis floris ♂-♀ rigidis, stramineis, laevissimis, perimidis.

Argentinien. Zwischen Paso Galera und Paso Pacheco am Rio Colorado (Lorentz); Pampas 34—35° s. Br. und 66—68° w. Länge (Otto Kuntze). — Herb. Berlin.")

b. *gluma secunda spiculam glaberrimam haud ultra $^1/_2$ aequat.*

x) *Palea ♂-♀ inferior secus marginem bene ciliata.*
America austr. — *S. pauciflora* Linden.

xx) *Paleae ♂-♀ glaberrimae.*

§) *Setae simplices.*

/) *Gluma 2. late emarginata; paleae ♂-♀ longitudinaliter lineatae.*
*S. Schweinfurthii* Herrm.

(„Setaria Schweinfurthii nov. spec.
Absque dubio perennis, florifera certe alta, plus quam metralis, e validis. Folia radicalia ignota, culmi vaginis dorso haud

carinatis, praeter margines optime denseque quasi lanatim pilosos glabris laevibusque; ligulis brevissimis sed manifestis, truncatis, margine breviter pilosis, dorso zona lata dense pilosa notatis; laminis ut videtur erectis, anguste linearibus, quam vaginae sat angustioribus, inde basi nullo modo contractis, in apicem filiform penersensim angustatis, elongatissimis, ± 0,75 m longis et 6 mm latis, rigidis, nervo medio subtus manifesto praeditis, siccis conplicatis, supra non nisi prope faucem dense lanatis cet. glabris, zona marginali manifestiore destitutis, ad partem superiorem scabridulis cet. laevibus. Culmi validissimi, teretes, summo apice brevi spatio dense longeque albo-pilosi cet. cum nodis glabri, non nisi infra inflorescentias scabri. Inflorescentia multi- vel permultiflora, densissime spiciformis, cylindrica, apice brevi spatio attenuata, ± 130 mm longa et 7 mm diam., setis densis, tenuibis, sericantibus fulvis insignis; rhachi gracili, dense longeque pilosa; ramulis brevissimis spiculas singulas suberecto-erectas, cum setarum ± duplo longiorum fere brevium coma ampla consociatas proferentibus; spiculis anguste ellepticis, acutis, glabris, stramineis, ± 2,75 mm longis; glumis teneris nervisque tenerimmis percursis stramineis, prima spiculam paullo ultra $^1/_3$ aequante, apice rotundata, 3-nervia; gluma 2. quam prior non nisi paullo longiore, item trinaria, apice late leviterque emarginata; gluma 3. paleam minute superante, elliptica, apice anguste rotundata, tenuissime 5-nervia, in axilla nec paleam nec florem fovente; palea inferiore acuta, rigidula, nitida, straminea vix scrobiculata lineis longitudinaliter sculpturata; palea superiore acutiuscula, dorso secus marginem obtuse carinata.

Zentral-Afrika, große Seribah Ghattas im Land der Djur.—Schweinfurth Nr. 2050. — Herb. Berlin.")

//) *gluma* 2. *rotundata; paleae* ♂-♀ *transverse rugulosae.*

=) *Spiculae* 4-5-*plo longiores ac latae; gluma* 2. *spiculam ad* $^1/_3$ *aequat:* Africa.

*S. rigida* Stapf.

==) *Spiculae haud duplo longiores ac latae; gluma* 2. *spiculam ad* $^3/_4$ *aequat:* Mexico.

*S. rariflora* Presl.

§§) *Setae e pilis longissimis, tuberculis magnis insidentibus, dissitis optime pennatae*: Abyssinia.

*S. atrata* Hack.

2. *Palea floris* ♂ *nunc valde reducta nunc maior adest, sterilis vel rarissime flos inferior* ♂-♀.

a. *Spiculae in inflorescentiae ramulis bene secunde ordinatae.* Africa.

/ *Setae pennatae; spiculae* 1,5 mm *longae:*

*S. orthosticha* K. Sch.

// *Setae simplicis; spiculae* 4-4,2 mm *longae.*

*S. Vatkeana* K. Sch.

b. *Spiculae in ramulis quaquaverse ordinatae.*

x) *Paleae fructiferae* ♂-♀ *laevissimae*

(*Spiculae maturae haud delabentes.* Spec. culta cf.
*S. italica).*

*Spiculae maturae delabentes.*

+) *Gluma 2. spiculae vix ultra* 2 mm *metientes longitudine; flos inferior saepius* ♂-♀: America.
*S. magna* Griseb.

++) *Gluma 2. quam sequens optime brevior; spiculae* 3,0 mm *longae; flos inferior abortivus.* Japan.
*S. Matsumurae* Hack.

xx) *Paleae fructiferae* ♂-♀ *rugulosae vel punctatae.*

§) *Spiculae elongatiores, per anthesim saltem duplo vel ultra longiores ac latae.*

=) *Gluma 2. spiculam ad* $^1/_2$-$^3/_4$ *aequat.*

0) *gluma 2. spiculam ad* $^3/_4$ *aequat.*

| *Paleae floris* ♂-♀ *optime rugosae.* India, China.
*S. Forbesiana* (Nees) Mez.

|| *Paleae floris* ♂-♀ *dense punctalatae basim versus obscure rugulose* Nov. Caled.
*S. caledonica.* Bal.

00) *gluma 2. spiculam ad* $^1/_2$ *aquat.* Java.
*S. javana* Herrm.

(„Setaria javana nov. spec.
Imperfecte cognita, gracillima, florifera verosimiliter semimetralis vel paullo ultra. Folia culmi suprema tantum mihi visa vaginis nervo medio paullo prominente obscure carinatis, margine breviter ciliatis dorso glabris laevibusque; ligulis bene pilosis; laminis anguste linearibus, basi haud vel vix contractis, apice sensim acutissimis, ± 0,18 m longis et 5 mm latis, nervo medio valido praeditis, chartaceis, utrimque dissite setoso-pilosis, scabridis. Culmi tenues, subangulati, cum nodis glabri, apicem usque brevissime. Inflorescentia generis maxime anomala laxissime effuseque 4-pinnatim paniculata, multiflora, subpyramidata, usque ad 0,3 m longo et 0,12 m diam. metiens mihi visa; axibus gracillimis elongatisque, ad angulos acutos minute scabridis; ramulis suberectis vel suberecto-patentibus, usque ad 0,1 m longis, jam e basi ramulos item elongatos (usque ad 35 mm longos) suberecto-patentes, inferiores spiculas distanter subglomeratas gerentes procreantibus; spiculis omnibus cum seta singula tenuissima maximeque elongata (usque ad 18 mm), undulata consociatis, brevissime stipitatis, lanceolatis acutisque, nullo modo tumidis, ± 2,5 mm longis et 0,8 mm latis, glabris, fusco- violascentibus; gluma 1. spiculam ad $^1/_5$-$^1/_4$ aequante, e squamiformi acutiuscula, 3-nervia; gluma 2. spiculam paullo ultra $^1/_2$ aequante, elliptica, apice rotundata, 5-7-nervia; gluma 3. anguste elliptica fere lanceolata, acutiuscula, 5-nervia, in axilla florem perfectum ♂ cum palea magna, late lineari, brunnescente, fovente; paleis floris ♂-♀ acutiusculis, rigidis, stramineis in sole spiculae colore, bene parvirugosis, fere opacis.

Java, ohne Standortsangabe (Horsfield). – Herb. Petersburg.")

==) *gluma 2. quam spicula paullo vel haud brevior, paleam ♂-♀ inferiorem totam obtegens vel eius apicem tantum brevi spatio ostendens.*

§) *Palea floris ♂ abortivi elliptica, apice latissime rotundata, brunnea, pilosa:* China.

*S. Faberii* Herrm.

(„Setaria Faberii nov. spec.

Imperfecte cognita, ex fragmentis certe magna validaque, subbambusacea. Folia vaginis superne leviter carinatis, secus marginem tegentem brevissime erecteque pilosis cet. glabris, laevibus; ligulis longe pilosis; laminis sublanceolatis, basin versus angustatis apice sensim acutissimis, ± 0,25 m longis et 12 mm latis, chartaceis, nervo medio valido praeditis, utrimque glabris, supra scabris. Culmi pluries erecte ramosi, teretes, cum nodis glaberrimi, laeves. Inflorescentia multiflora, dense spiciformis, basi haud interrupta hic setarum fasciculis nonnullis sterilibus instructa, flexuosa, apice breviter acuta, ± 0,1 m longa et 20 mm diam. metiens; axi longe subpatentesque piloso; ramulis omnibus subaequilongis vix ultra 5 mm metientibus, suberectis, multispiculatis; spiculis pedicellis ex elongatioribus, brevissimis stipitatis, sublanceolatis, acutis, glabris, ± 2,9 mm longis, nullo modo tumidis; glumis valide venosis, prima spiculam ad $^1/_2$ aequante, ex ovato longe triangulo-acuta, 3-nervia; gluma 2. fere spiculae longitudine, ex elliptico, 6-7-nervia; gluma 3. paleas ♂-♀ superante, priori isomorpha sed 5-nervia, in axilla paleam floris ♂ abortivi valde reductam, apice late rotundatam, alutaceam fovente; paleis floris ♂-♀ rigidis, stramineis, dense rugulosis, fere opacis, inferiore apice acuminulata.

China, Prov. Szech-uen (Faber No. 582 = 1182). — Herb. Wien.")

§§) *Palea floris ♂ abortivi minuta triangularis vel ligulata vel rarissime maior elliptica, apice acuta vel saepius emarginata vel lacera.*

:) *Palea floris ♂ minutissima.*

.) *Spiculae minutae,* 1,5 mm *longae; gluma* 2. *omnibus* 5-*nervia.* America.

/. *Inflorescentiae ramuli elongatiores; setae sursum scabrae.*

*S. yucatana* Herrm.

(„Setaria yucatana nov. spec.

(= Chaetochloa polystachia Scribn. et Merr.)

(cit. syn. Scheele exclus.!)

Annua, e radicibus fibrosis subsimplex vel paupere fasciculata, florifera metralis, gracilis. Folia vaginis non nisi apicem versus, levissimeque carinatis, margine dorsoque erecte pilosis, laevibus; ligulis longe pilosis; laminis latiuscule linearibus, basi angustatis apice sensim acutissimis, ± 0,2 m longis et 10 mm latis, submembranaceis, nervo medio manifesto praeditis, utrinque brevissime pilosis, supra scabridulis. Culmi erecti, minute angulati, praeter nodos longe erecteque pilosos

glabri, paullo scabridi. Inflorescentia multiflora, basi interrupte cet. dense spiciformis, manifeste et fere apicem usque composita, subfusiformis, ± 0,13 m longa et 10 mm diam. metiens; axi longe piloso; ramulis subaequaliter ad 7 mm longis, suberecto-erectis, densissime spiculigeris; spiculis cum setis singulis, e brevioribus (ad 4 mm longis), rectis, angulatis consociatis, viridibus, glabris, vix tumidis, ± 1,5 mm longis; gluma 1. spiculam ad $^1/_5$ aequante, e squamiformi obtusiuscula, tenuissime obscureque 3-nervia; gluma 2. fere spiculae longitudine, e late elliptico rotundata, 5-nervia; gluma 3. priori isomorpha, spiculae longitudine, in axilla paleae rudimentum minutum fovente; paleis floris ♂-♀ albenti-stramineis, coriaceis demum rigidis, dense rugulosis, fere opacis.

„Yucatan, bei Izamal (Gaumer No. 2478). — Herb. Dc.")

//. *Inflorescentiae ramuli maxime abbreviati; setae retrorsum scabrae.*

—) *Setae spiculas subduplo superantes; gluma* 1. *acuta* *S. scandens* Schrad.

=) *Setae multo longiores; gluma* 1. *rotundata.* *S. tenacissima* Schrad.

..) *Spiculae maiores,* 2 mm *vel ultra metientes.*

°/₀) *Palea floris* ♂-♀ *inferior apice acutiuscula vel acuminulata; inflorescentia semper manifeste composita, si spiciformis tunc basi interrupta.*

!) *Gluma* 1. *maxima, spiculam ad* $^1/_2$-$^3/_4$ *aequans, sensim acuta.* Austral. *S. Dielsii* Herrm.

(„Setaria Dielsii nov. spec.

Annua, procumbens vel geniculatim ascendes, florifera usque ad 0,4 m alta mihi visa, saepius sat minor. Folia vaginis bene carinatis, cum margine glaberrimis, laevibus, ligulis hyalinis, margine optime pilosis; laminis anguste lanceolata-linearibus, basi inferioribus haud superioribus ± manifeste contractis, apice sensim acutissimis, vix ultra 0,16 m longis et 8 mm latis, membranaceis, nervo medio tenui sed manifeste praeditis, utrinque glaberrimis, supra magis quam subtus scabridulis. Culmi gracillimi, basi ut videtur semper geniculati, subangulati, cum nodis glaberrimi, praeter summum apicem minute scabridum laeves. Inflorescentia subpauci- vel submultiflora, basi semper in parte superiore sueto interrupta, spiciformis, usque ad 0,1 m longa et 13 mm diam. metiens mihi visa, pallide virens vel saepius fuscorubens, setis raris paulloque prominentibus insignis; axi angulato, bene scabro; ramulis suberecto-erectis, usque ad 15 mm longis mihi visis, spiculas inferiores omnes cum seta singula consociatas supremas 2-3 setis destitutas gerentibus; spiculis anguste ellipticis, vix tumidis, brevissime stipitatis, ± 2,5 mm longis, glaberrimis; glumis teneris sed valide venosis, prima spiculam ad $^1/_2$-$^3/_4$ aequante, bene triangulari sensimque acuta, 3-nervia; gluma 2. spiculae longitudine, ex elliptico apice rotundata, 7-nervia; gluma 3. priori

omnino isomorpha itemque 7-nervia, in axilla paleae ♂ rudimentum gerente; paleis floris ♂-♀ ellipticis, pergamaceis vel demum rigidis, alutaceis vel stramineis, breviter ruguloso-punctatis, ± nitidulis.

Australien, auf sandig-lehmigen Krauttriften; Süd-Australien am Mt. Lindhurst (Koch No. 170); West-Australien, Gascogne bei Carmarvon (Diels No. 3664); Nordwest-Australien ohne Standortsangabe (A. Cunnigham). — Herb. Berlin (Delessert, Wien).")

I. *gluma* 3. *basin usque* 7-*nervia.* Austral.

*S. oplismenoides* Herrm.

(„Setaria oplismenoides nov. spec.

Annua, e radicibus fibrosis fasciculiformis, geniculatim erecta, florifera semimetralis, gracilis. Folia vaginis bene carinatis, dorso pilis brevibus validisque minutis ortis praeditis; ligulis longe pilosis; laminis linearibus, basi nullo modo contractis, apice perinsigniter latiuscule acutis, usque ad 0,12 m longis et 5 mm latis mihi visis, rigidis, nervo medio subtus acute prosiliente instructis, utrinque pilis validissimis sed brevibus, omnibus e tuberculis ortis, marginalibus sat distantibus, maximis spiculiformibus conspersis indeque scabris. Culmi graciles, subangulati, cum nodis glaberrimi, laeves. Inflorescentia subpauciflora, quam maxime apicemque usque interrupta laxissima, nunc tota e ramulis quam maxime abbreviatis e spiculis 1-3 per setas longissimas multasque superatis formatis composita, nunc basi saltem ramulos complures usque ad 35 mm longos mihi visos laxissime spiculigeros ostendens; axibus angulatis, gracilibus, scabridis; spiculis sublanceolatis, ad 2,5 mm longis, vix tumidis, glabris, pallide virentibus; glumis teneris sed valide venosis, prima spiculam ad $^1/_4$-$^1/_3$ aequante, e squamiformi anguste rotundata, 3-nervia; gluma 2. quam sequens paullo sed constanter manifesteque breviore, ex elliptico rotundata, 7-nervia; gluma 3. praecedenti isomorpha itemque 7-nervia, in axilla paleae ♂ rudimentum minutum fovente; paleis floris ♂-♀ pergamaceis demum rigidis, stramineis, bene punctulato-rugulosis, paullo nitidulis.

Australien: Nord-Küste ohne Standortsangabe (Schomburgs). — Herb. Wien.")

II. *Gluma* 3. *nunc* 5-*nervia, nunc nervis* 2 *accessoriis iuxta medium (apice tantum manifestis, basim versus evanescentibus) praedita.*

/. *Culmorum nodi pilosi, setae constanter sursum scabrae.* Mexico.

*S. Grisebachii* Fourn.

//. *Culmorum nodi glabri; setae saepissime retro scabrae. Utriusque orbis regiones temperatae et calidiores:*

*S. verticillata* P. B.

!!) *gluma* 1. *parva, spiculam vix ultra* $^1/_3$ *aequans.*

*S. cordobensis* Herrm.

(„Setaria cordobensis nov. spec.

Perennis, e rhizomate erecto validoque polycephalo fasciculatim

proveniens, florifera semimetralis, robusta. Folia insignissime equitantia ob vaginas perlongas ad plantae basin optime flabellata; vaginis quam maxime carinatis, cum margine glaberrimis, laevibus; ligulis longe pilosis; laminis linearibus, ex sicco flexuosis, basi haud contractis, apice sensim acutissimis, ± 0,25 m longis et 7 mm latis, chartaceis, nervo medio valido subtus acute prosiliente praeditis, glaberrimis, fere laevibus. Culmi validi, stricte erecti, angulati, cum nodis glabris, praeter summum apicem minute scabridum laeves. Inflorescentia submultiflora, basi paullo interrupta cet. dense spiciformis, straminea, ± 0,12 m longa et 10 mm diam., bene cylindrica, apice haud vel vix acuta; axi angulato, glabro, scabrido; ramulis omnibus fere usque ad inflorescentia apicem subaequilongis usque ad 10 mm metientibus, erectis, dense spiculigeris; spiculis brevissime stipitatis, cum setis 1-2 e brevioribus consociatis, percrassis, quam maxime asymmetrice tumidis, ad 3,0 mm longis et 2,5 mm latis, glabris, pallide stramineis, glumis tenerrimis hyalinis, prima spiculam ± ad $^1/_3$ aequante e squamiformi-ovato anguste rotundata, tenuissime 3-nervia, gluma 2. quam spicula minute tantum breviore, latissime elliptica, rotundata, 7-nervia; gluma 3. priori omni isomorpha, spiculae longitudine, in axilla floris abortivi paleam valde reductam fovente; paleis floris ♂-♀ percrassis osseis, luteo-stramineis, aequaliter levissime rugulosis, nitidulis, inferiore apice bene acuminulata superiore ad basin minute gomphacea.

Argentinien, Prov. Cordoba, zwischen der Sierra Suela und Pinchana (Hieronymus et Niederlein No. 138). — Herb. Berlin.")

%%) *Palea floris ♂-♀ apice late rotundata nullo modo acuminulata; inflorescentia densissime spiciformis, basi nullo modo interrupta. Utriusque orbi regiones temperatae.*

*S. viridis* P. B.

::) *Palea floris ♂ ex eliptico acuta, conspicua sed semper sat minor angustiorque ac gluma* 3. Abessinien.

*S. acromelaena* Hochst.

§§) *Spiculae abbreviatae haud plus quam* $1^1/_2$*-plo longiores ac latae, semper valde asymmetrice tumidae.*

(0 *Setae retrorsum scabrae; spiculae minutae* 1,5 mm *longae* cf. supra.

*S. scandens* Schrad.

*S. tenacissima* Schrad.)

00 *Setae antrorsum scabrae; spiculae majores.*

! *Paleae floris ♂-♀ transverse rugosae vel punctatae.*

= *Ramuli omnes plurispiculatae.*

) *Gluma* 2. *spiculam haud ultra* $^3/_4$ *aequat.*

(! *gluma secunda* 5-*nervia.*

—) *Palea floris ♂-♀ inferior apicem versus omnino laevis, non nisi ad basin rugosa.*

+) *Nodi glabri; folia linearia.* Argent.

*S. argentina* Herrm.

(„Setaria argentina nov. spec.

Perennis, e rhizomate validissimo saepius abbreviato, poly-

cephalo proveniens, florifera ± metralis. Folia vaginis paullo vel vix carinatis, nunc glabris nunc secus marginem vel rarius dorso quoque pilosis, laevibus vel saepius scabridis; ligulis longe pilosis; laminis anguste vel angustissime lanceolatis, basi ± manifeste rotundatim contractis apicem versus persensim acutis, subchartaceis, nervo medio ad basin validiusculo superne fere evanescente praeditis, bene evolutis ad 0,16 m longis et 15 mm latis, pilosis vel raro glaberrimis, dorso scabridis vel rarius laevibus, margine insigniter incrassatulis saepiusque undulatis. Culmi erecti, paupere ramosi, teretes, cum nodis glabri laevesque. Inflorescentia multiflora, basi sueto paullo interrupta ceterum densissime spiciformis, nunc tenuiter cylindrica nunc saepissime apicem versus persensim attenuata, e setis longis erectis semper viridibus vel stramineis alopecuroidea, ± 0,12 m longa et 20 mm diam. metiens; axi recto, fere tereti, glabro vel piloso; ramulis brevibus vel saepissime brevissimis tunc fere glomeriformibus, suberectis, multispiculatis; cum seta singula subangulata, sursum scabrida consociatis, dorso bene convexis, glaberrimis, 1,5-2,0 mm longis, pallide virentibus, glaberrimis; glumis teneris nervisque tenuibus haud saturate virentibus praeditis, prima spiculam ad $^1/_5$—$^1/_4$ aequante, e late squamiformi, acuminulata vel acutiuscula, 3-nervia; gluma 2. spiculam ad $^3/_4$ aequante, late elliptica, 5-nervia; gluma 3. palearum longitudine, priori isomorpha itemque 5-nervia, in axilla paleam floris constanter abortivi reductam, lanceolatam fovente; floris ♂-♀ osseis, stramineis, non nisi in parte inferiore et ad margines leviter rugosis cet. laevibus, inferiore nitida apice acuminulata.

Argentin. Colanchanga nitida, Sierra Chica de Cordoba (Hieronymus 57). Pasage de Juramento, ∞-häufig — Lorsthei 343. Exped. Rio Negro Patag., Sierra über Casminga.—Sor. & Medalil Cordoba, Galander.

Bolivia, Serata, San Pedro in scopulosis, durnosis locis apertis alt. 2550 m, Mendon 1262.

Paraguay. L'assomption dans les brousailles—Balança 177, Cordillere de Villa Rica, Haßler 8799. Concepcion Uruguay, Niederlein 222, 550. Villavil, Fuerte de Andalgala Prov. Ostamerica, Schickedantz 221 e. p.")

++) *nodi pilosi*; *folia late lanceolata;* Mexico. *S. latifolia* Scribn.

——) *Palea floris ♂-♀ inferior apicem usque ± rugosa.*

(&) *Culmorum nodi pilosi.* — Am. sept.

)( *Inflorescentiae ramuli valde abbreviati:* *S. corrugata* R. et S.

)()( *Inflorescentiae ramuli elongati:* *S. polystachia* Scheele.

(&)(&) *Culmorum nodi glabri.*

)( *Spiculae* 3 mm *longae*; *paleae floris hermaphroditi glumas superant,* Am. sept.

*S. macrosperma* Scribn.

)()( *Spiculae haud ultra* 2,5 mm *metientes; gluma* 3. *spiculae longitudine.*

//. *Species perennis inflorescentia spiciformi, simplici vel a medio ad apicem simplici, nunquam magis interrupta; ramuli* 1-3-*spiculati.* Mexico:

*S. Berlandieri* Herrm.

(„Setaria Berlandieri nov. spec.
Perennis, e rhizomate erecto fasciculatim proveniens, florifera sesquimetralis, e gracilioribus. Folia vaginis dorso optime rotundatis, cum margine glaberrimis vel hic summo apice paucipilosis, scabridulis; ligulis longe pilosis; laminis linearibus, basi angustatis vel supremis ± obscure rotundatim contractis, apice sensim acutissimis, usque ad 0,4 m longis et 13 mm latis saepissime sat minoribus, nervo medio valido praeditis, chartaceis vel rigidulis, utrinque glabris, praesertim supra scaberrimis. Culmi stricte erecti, sueto ramosi, subangulati, cum nodis glabri, infra nodos brevi spatio apiceque scabridis cet. laevibus. Inflorescentia submulti- vel multiflora, dense spiciformis basi nonnunquam breviter obscureque interrupta, tenuiter fusiformis, usque ad 0,3 m longa et 10 mm diam. metiens mihi visa saepius sat minor; alutacea vel alutaceo-straminea; ramulis nunc omnibus nunc raro ab $^1/_3$ inflorescentiae longitudine saltem quam maxime abbreviatis, 1-3-spiculatis, erectis; spiculis cum setis 1-2 perlongis, gracilibus, angulatis consociatis, quam maxime tumidis, glabris, 2,0-2,2 mm longis; gluma 1. spiculam paullo ultra $^1/_3$ aequante, e squamiformi acuminulata, 3-nervia; gluma 2. spiculam paullo ultra $^3/_4$ aequante, e latissime elliptico mucronulatim acuminulata, norma 5-nervia; gluma 3. priori isomorpha sed apice minus acuminulata, in axilla paleam conspicuam constanter sterilem fovente; paleis floris ♂-♀ rigidis, stramineis, basi valde apicem versus minus rugosis, fere opacis, inferiore apice bene acuminulata.

Mexico, zwischen Santander und Victoria (Berlandieri No. 2248), bei Torreon, dept. Coahuila (Paléner No. 505). — Herb. Dc., Deless.")

////. *Species perennis inflorescentia optime composita; ramulis multispiculatis; spiculis* 1,75 mm *longis.* Paraguay:

*S. Fiebrigii* Herrm.

(„Setaria Fiebrigii nov. spec.
Perennis, e rhizomate valido suberecto simplex, stricte erecta, sesquimetralis. Folia vaginis praeter marginem in parte superiore pilosum glabris, laevibus; ligulis longe pilosis; laminis linearibus, basin versus sensim nec petiolatim angustatis, apice longe acutissimis, ± 0,3 m longis et 7 mm latis, valde longitudinaliter nervosis sed nervo medi manifesto destitutis vel tenui tantum praeditis, rigidulis, glabris, supra scabris subtus laevibus. Culmi validi, teretes, cum nodis glabris et apicem

usque laeves. Inflorescentia multiflora, basi interrupte cet. dense spiciformis, e ramulis manifestis inferioribus usque ad 12 mm longis, confertissime multispiculatis composita, subfusiformis, usque ad 0,18 m longa et 10 mm diam. metiens mihi visa, virens; axi valido, angulato, glabro, valde scabridulo; ramulis suberecto-erectis; spiculis brevissime stipitatis cum setis singulis e brevioribus consociatis, 1,75 mm longis, valde asymmetrice tumidis, glabris; gluma 1. spiculam fere ad $^1/_2$ aequante, e squamiformi anguste rotundata, 3-nervia; gluma 2. spiculam ad $^3/_4$ aequante, e latissime elliptico rotundata, 5-nervia; gluma 3. spiculae longitudine, priori isomorpha, in axilla floris abortivi paleam magnam fovente; paleis floris ♂-♀ osseis, stramineis, apicem usque quam maxime rugosis, paullo nitidulis.

Paraguay: Cordillera de Altos bei Loma (Fiebrig No. 539). — Herb. Berlin.")

//////. *Species annua inflorescentia nunc satis ultra medium optime composita nunc valde interrupta; ramuli saepissime multispiculati; spiculae* 2 mm *vel paullo ultra longae.* America tropica:

*S. setosa* P. B.

(/(/ *gluma secunda* 7-9-*nervia.*

— *Palea* ♂-♀ *inferior dorso haud carinata; spiculae* 2,5 mm *vel ultra longae.*

+) *Folia inferiora haud petiolata.*

0) *Inflorescentia axis haud reverse pilosa.*

/. *gluma tertia* 5-*nervia; inflorescentia minus spectabilis.*

=) (*gluma* 1. *spiculam ad* $^1/_2$ *vel paullo ultra aequans.* America austr. *S. vaginata*).

==) *gluma* 1. *spiculam ad* $^1/_4$-$^1/_3$ *aequans.*

0-0 *Species annua inflorescentiis pauci vel subpaucifloris, sueto interruptis; spiculae* 2,3-2,5 mm *longae:*

*S. caudata* R. et Schult.

0-00-0 *Species perennis inflorescentiis multifloris, basi nonnumquam obscure, superne haud interruptis; spiculae* ± 3 mm *longae.*

(). *Inflorescentiae ramuli apicem usque spiculas fertiles gerentes*

*S. scabrifolia* Kth.

()(). *Inflorescentiae ramulorum spiculae superiores diminutae, steriles:*

*S. impressa* Nees.

//. *Gluma tertia* 7-*nervia.*

/0-0/. *Plantae minores inflorescentiis submultifloris; gluma* 1. *sueta* 7-*nervia;*

*palea* ♂-♀ *inferior apicem versus laevescens:*
S. *semirugosa* Kth.

/0-00-0/. *Plantae maximae inflorescentiis* ∞-*floris; gluma* 1. = 3-5-*nervia; palea* ♂-♀ *inferior apicem versus* ± *manifeste rugosa:*
S. *macrostachya* H. B. K.

00 *Inflorescentiae axis pilis longis refractis insignis:*
S. *reversipila* Herrm.

(„Setaria reversipila nov. spec.
Perennis, e rhizomate brevi polycephalo fasciculatim proveniens 0,5-0,75 m alta. Folia vaginis superioribus saltem bene carinatis, margine dorsoque pilosis, laevibus; ligulis truncato-rotundatis, glabris vel margine brevissime pilosulis; laminis linearibus, et basin nullo modo contractam et apicem acutissimam versus persensim angustatis, ± 0,3 m longis et 10 mm latis, chartaceis, nervo medio manifesto praeditis, utrimque pilosis, vel rarius glabris, laevibus. Culmi simplices, stricte erecti, cum nodis bene pilosi, subteretes. Inflorescentia submulti vel multiflora, densiuscule spiciformis vel subpyramidata, nunc subsimplex nunc manifeste composita, usque ad 130 mm longa et 30 mm diam. metiens mihi visa; axibus insignissime denseque pilis mollibus optime reversis indutis; ramulis infimis usque ad 25 mm longis mihi visis paullo laxiuscule spiculigeris; spiculis omnibus cum seta singula consociatis, breviter stipitatis, virentibus, glabris, paullo asymmetricis, 3,0 mm longis; glumis valide venosis, prima spiculam ad $^1/_4$ aequante, e squamiformi acutiuscula, 3-nervia; gluma 2. spiculam ad $^3/_4$ aequante, ex elliptico acutiuscula vel rotundata, 7-nervia; gluma 3-5-nervia, in axilla floris abortivi ♂ paleam magnam, ad apicem pilosam fovente; paleis floris ♂-♀ rigidis, stramineo-alutaceis, paullo nitidulis, panirugulosis apicem versus fere laevibus, superiore ad basin haud gomphacea.

Paraguay, in Wäldern bei Patino-Cue (Balansa No. 176), bei Caaguazu (Haßler No. 9099, 9099 a). — Herb. Berlin Dc.")

++) *Folia inferiora super vaginem in partem longam petioliformam angustata:*
S. *lancifolia* Herrm.

(„Setaria lancifolia nov. spec.
Perennis, e rhizomate horizontali subsimplex vel paupere fasciculata, florifera 0,5-1,2 m alta, gracilis. Folia vaginis carinatis, margine constanter dorso saepius pilosis; ligulis longe pilosis; laminis bene lanceolatis, basi supremis anguste rotundatim contractis mediis breviter inferioribus et infimis persensim his manifestissime petiolatim angustatis, ± 0,2 m longis et 18 mm latis, submembranaceis vel chartaceis, nervo medio manifesto percursis, utrimque glabris vel dissite breviterque pilosis, minute scabridis. Culmi sueto stricte erecti, subteretes, cum

nodis glabri, apice bene scabri; inflorescentia submulti- vel multiflora, densiuscule spiciformis, basi nullo modo interrupta, fere e basi in apicem persensim angustata, pallide virens vel straminea, ± 0,15 m longa et 18 mm diam. metiens; axi piloso; ramulis semper brevibus vix ultra 12 mm longis, suberecto-erectis, paullo laxiuscule spiculigeris; spiculis omnibus cum setis sueto 2 longis tenuibusque consociatis, asymmetricis paullo tumidulis, glabris, ± 2,0 mm longis; gluma 1. spiculam ad $^1/_8$ aequante, e squamiformi- ovato acuta vel acutiuscula, 3-nervia; gluma 2. spiculam ad $^3/_4$ aequante, e latissime elliptico rotundata, 7-9-nervia; gluma 3. priori isomorpha sed 5-nervia, spiculae longitudine, in axilla floris abortivi paleam bene reductam fovente; paleis floris ♂-♀ acutiusculis, rigidis, stramineis, nitidis, basim versus valde rugosis apice sublaevibus.

Brasilien, Prov. San Paulo in der Sena de Caracol (Mosén No. 1770); Prov. Mato Grosso bei Sa. Cruz da Barra (Lindmann A. No. 3129).

Paraguay, bei L'Assomption (Balansa No. 174), Isla Pau (Endbich No. 38 e. p.), Colonia Elisa (Lindmann A. No. 1729), am Oberlauf des Flusses Apa (Haßler No. 8407, 8410 a/).

Argentinien, Misiones am oberen Parana (Niederlein).

Nota: Absque fere dubio speciei accedit specimen anomalum, ex insectarum devastationibus quoad spicularum formam glumarumque texturam omnino mutatum, quod vaginis apicem versus dorso longe denseque setosis nec non foliis subtus longe pilosis aliquid aleineum. Sed et folia inferiora longe petiolata suut et laminarum habitus singularis adest, nec omitto quod spiculam unam nomaliter evolutam praeter magnitudem paullo auctam (2,8 mm) cum typo omnino congruam inveni. — Panicum scabrifolium B. vestitum Döll! in Mart. Flor. Brasil. Gramin. p. 164.

Brasilien, Minas Geraes, in der Umgebung von Lagoa Santa bei Quinta (Wamming). — Herb. Kopenh.")

XX. *Palea* ♂-♀ *inferior dorso carinata; spiculae vix* 2 mm *longae.* India, Africa orient.

*S. intermedia* R. et S.

)) *Gluma* 2. *omnino vel fere spiculae longitudine.*

: *Palea floris* ♂ *abortivi elliptica vel lanceolata, conspicua.*

V) *Gluma secunda* 5-*nervia; nodi pilosi.*

(+) *Inflorescentiae ramuli omnis aequaliter brevissime spiculas* 1-2 *fertiles gerentes;* Abess.

*S. acromelaena* Hochst.

(++) *Inflorescentiae ramuli inferiores manifeste, pluriflora;* America.

*S. pauciseta* Vasey.

VV) *Gluma secunda* 7-9-*nervia.*

0. *Culmorum nodi pilosi*

(+) *Inflorescentiae ramuli subaequaliter abbreviati, haud ultra* 4-*spiculati.*

*S. Ventenatii* Kth.

(++) *Inflorescentiae ramuli inferiores elongatiores, multispiculati:* *S. barbinodis* Herrm.

(„Setaria barbinodis nov. spec.
Perennis, e rhizomate valido, suberecto, vaginis defunctis brunneis dense induto proveniens, florifera metralis, valida. Folia vaginis inferioribus optime superioribus vix carinatis, secus marginem superne pilosis, dorso scabridis; ligulis dense longeque pilosis; laminis anguste linearibus, et basin et praesertim apicem acutissimum versum sensim angustatis, nervo medio valido subtus acute prosiliente praeditis, chartaceis, ad 0,3 m longis et 6 mm latis, glaucoviridibus, glabris, utrimque scabris. Culmi subangulati, intima basi toti superne ad nodos saltem longe denseque albo-pilosi. Inflorescentia basi interrupte ceterum densissime angusteque cylindrica, multiflora, apicem versus acuta, ± 92 m longa et (setis neglectis) 6 mm diam. metiens, virens; axi valido, longe piloso; ramulis erectis, infimis distantibusque tantum paullo elongatioribus usque ad 15 mm metientibus, reliquis abbreviatis, spiculas dense subglomeratas gerentibus; spiculis valde asymmetrice tumidis, ± 3,0 mm longis, virentibus, glabris, glumis et omnibus validissime viridivenosis, prima spiculam fere ad $^1/_2$ aequante, e squamiformiovato acuta, 5-nervia; gluma 2. fere spiculae longitudine, late elliptica, 9-nervia; gluma 3. priori isomorpha sed 5-nervia, in axilla paleam floris ♂ abortivi reductam sed semper manifestam fovente; paleis floris ♂-♀ osseis, stramineis, aequaliter apicem usque parvirugosis, superiore basin versus manifeste gomphacea.
B o l i v i a, Prov. Larecaja, am Sovata bei San Pedro, 800—900 m ü. M. (Mandon No. 1261).")

00. *Culmorum nodi glabri.* America austr.
0-0. *Gluma tertia 5-nervia; culmi infra inflorescentias glabri:* *S. vaginata* Sprg.
0-00-0. *Gluma tertia 7-nervia; culmi infra inflorescentias longe pilosi:* *S. Hassleri* Herrm.

(„Setaria Hassleri nov. spec.
Annua, e radicibus fibrosis simplex vel paupere fasciculatim ramosa, florifera metralis, valida. Folia vaginis bene carinatis, margine prope apicem semper, dorso sueto et nonnunquam tuberculatim pilosis, hic scabris vel scabridulis; ligulis longe pilosis; laminis lanceolatis, basi (superioribus saltem) anguste rotundatim contractis apice accutissimis, ± 0,1 m longis et 10 mm latis, chartaceis vel rigidulis, nervo medio nunc tenuissimo nunc manifestiore praeditis, longe setoseque pilosis vel rarius glabris utrimque scabris. Culmi stricte vel geniculatim erecti, subangulati, cum nodis interne glabri laevesque ad apicem insignissime longe pilosi. Inflorescentia submultiflora, densissime cylindriceque spiciformis, basi haud interrupta, apice haud acuta, ± 0,1 m longa et 18 mm diam. metiens, setis longis rigidisque nunc pallidis nunc atroviolaceis insignis; axi longe subpatenterque piloso; ramulis aequaliter quam maxime ab-

breviatis in spiculas paucas glomerulas mutatis; spiculis brevissime stipitatis, quam maxime tumidis, glabris, 2,0 mm longis; glumis valide nervosis, prima spiculam ad 1/3 aequante, e squamiformi rotundata vel acutiuscula 3-nervia; gluma 2. fere vel exacte spiculae longitudine, e suborbiculari rotundata, 7-nervia; gluma 3. spiculae longitudine, priori isormorpha et item 7-nervia, in axilla floris abortivi paleam reductam sed manifestam fovente; paleis floris ♂-♀ osseis, stramineis, apicem usque quam maxime rugosis, inferiore dorso obtusa sed insigniter carinata.

Paraguay, bei Villa-Rica (Balansa No. 168, Haßler No. 8798), Isla Pau (Endlich No. 38 e. p.). — Herb. Berlin, Dc.")

:: *Palea floris ♂ abortivi perlonge angustissimeque linearis, filiformis.* Ecuador:

*S. membranifolia* Herrm.

(„Setaria membranifolia nov. spec.
Annua videtur, e radicibus fibrosis fasciculatim multiramosa, florifera semimetralis, gracillima debilisque. Folia vaginis leviter carinatis, secus marginem tegentem ciliatis cet. glabris laevibusque; ligulis longe pilosis; laminis anguste lanceolatis, basin versus inferioribus persensim superioribus breviter acutis, apice acutissimis, ± 0,15 m longis et 10 mm latis, nervo medio tenui praeditis, textura valde insigni tenuissime membranacea notabilibus, glabris vel subtus valde dissite pilosis minute scabridis. Culmi validi ut videtur basin versus lignescentes, pluries ramosi, subteretes, cum nodis glabri, apicem usque laeves. Inflorescentia tenuiter denseque spiciformis, albido-straminea, graciliter stipitata, usque ad 55 mm longe et 3 mm diam. metiens mihi visa, infra spiculas fasciculos nonnullos sterile e setis tantum formatos strictissime erectos gerens; spiculis singulis vel geminatis, cum setis perpaucis brevibusque, undulatis consociatis, bene asymmetricis, brevissime stipitatis, glabris, erectis, 1,5 mm longis; glumis tenerrimis, prima spiculam medium usque aequante, ovata, apice anguste rotundata, 5-nervia; gluma 2. spiculam ad 5/6 aequante, elliptica, rotundata, 5-nervia; gluma 3. spiculae longitudine, priori isomorpha in axilla floris abortivi paleam longam sed angustissimam, lineari-filiformem gerente; paleis floris ♂-♀ acutiusculis, rigidis pallide stramineis, valde rugosis, fere opacis.

Ecuador, bei Chanduy am Gestade des stillen Oceans (Spruce No. 6448). — Herb. Wien.")

== *Ramuli omnes 1-spiculatis.* Austral.

*S. Brownii* Herrm.

(„Setaria Brownii nov. spec. (= Pennisetum glaucum Rob. Br.; Setaria glauca F. v. Müll. [e. p.]; Panicum penicillatum Nees [e. p.]).
Perennis, decumbens vel ex prostrato ascendens, ample ramosa, florifera vix semimetralis, gracilis. Folia radicalia per anthesin delapsa, culmi pauca remotaque; vaginis superne non-

nisi obtuse carinatis, glaberrimis, dorso visu magis quam tactu scabridis; ligulis brevissimis, truncatis, pilosis, ad folii dorsum zona glabra notatis; laminis erectis, anguste linearibus, apice sensim acutissimis, basi haud contractis, chartaceis vel rigidulis, nervo medio tenuissimo praeditis, ± 140 mm longis et 3 mm latis, margine zonula pallida saepius evanescente angustissima praeditis, glabris vel supra super basin pilis nonnulis longis conditis, sublaevibus vel paullo scabridulis. Culmi gracillimi, cum nodis glabri, angulati, ± manifeste scabridi. Inflorescentia pauci- vel subpauciflora, dense spiciformis, folium summum haud vel paullo superans, cylindrica apice haud manifestius attenuata, ± 40 mm longa et 12 mm diam. metiens, setis suberectis quam spiculae 3-4-plo longioribus minute scabridulis flavidis vel purpurascentibus insignis; rhachi dense breviterque pilosa; ramulis quam spicula unica terminalis cum setarum fasciculo consociata multo brevioribus; spiculis late ellipticis sed maturis saltem paullo super basin manifeste contractis, acutis, asymmetrice tumidulis, ± 2,8 mm longis, glaberrimis pallidis; glumis teneris nervis validis viridibus percursis, prima spiculam ad $^1/_2$ vel paullo ultra $^1/_2$ aequante, triangulari, acuta, 3-nervia; gluma 2. spiculam ad $^3/_4$-$^4/_5$-aequante, elliptica, apice rotundata mucronulataque, 5-nervia; gluma 3. paleam ♂-♀ minute superante, priori isomorpha, in axilla paleam floris ♂ ut videtur abortivi angustam sublanceolatam, acutam fovente; palea floris ♂-♀ inferiore apice acuta vel acutiuscula, sat rugosa, coriacea demum rigida, alutacea castanea, paullo nitidula, paleam 2. apice anguste rotundatam, dorso secus marginem valde carinatam superante.

Lizard Isld., N. E. Coast of Australia; cujus? No. 52. Queensland, Rockhampton; A. Diedrich. Gascogne River, W. Austr.; Müller. Austr. Port Jackson; R. Br, Baur. Queensland, Cooktorn-Warburg 19510, 19525, 19563.")

!! *Palea floris* ♂ *haud rugosae, laevissime longitudinaliter lineolatae.* Argent., Bolivia: *S. leiocarpa* Herrm.

(„Setaria leiocarpa nov. spec.

Perennis, e rhizomate valido suberecto proveniens, florifera 1,0-1,75 m alta. Folia vaginis haud vel vix carinatis, dorso glabris vel brevissime pilosis, superne ± scabridis, basi ± manifeste rotundatis contractis vel rarius sensim acutis, apice acutissimis, usque ad 0,25 m longis et 25 mm latis mihi visis, membranaceis vel chartaceis, nervo medio valido percursis, glabris vel subtus parce pilosis, utrimque scabridis, zonula marginata pallida angusta sed manifesta cinctis. Culmi validi bambusacei, pluriramosi, teretes, cum nodis glabri laevesque. Inflorescentia multi- vel submultiflora, ex ramorum sueto elongatorum distantiumque indole nullo modo spiciformis vero aperte paniculata, 2(-3-)paniculata, usque ad 0,15 m longa mihi visa; axi recto, subangulata, piloso beneque scabro; ramis usque ad 50 mm longis primum erectis demum patentibus, spiculas inferiores in ramulis secundariis subglomeratis superiores

singulas, omnes cum setis singulis brevibus nunc brevissimis, sursum scabris, bene undulato-curvatis consociatas gerentibus; spiculis dorso bene convexis, 2,0-2,5 mm longis, pallide virentibus, glabris; glumis omnibus valide nervosis, prima spiculam ad $^1/_3$ aequante, e late squamiformi acutiuscula, 3-nervia; gluma 2. fere sequentis longitudine, late elliptica, pari- vel impari-7-nervia; gluma 3. spiculae longitudine, priori isomorpha sed constanter 5-nervia, in axilla paleam floris (fertilis?) ♂ magnam, breviter pilosam fovente; paleis floris ♂-♀ osseis, stramineis, laevissimis nec ullo modo rugosis vero levissime longitudinaliter lineolatis pernitidis, inferiore a latere visa apice optime uncinatim incurva.

Argentina, Siambon in der Sierra de Tucuman, auf feuchtschattigem Boden subtropischer Wälder (Lorentz No. 237);

Bolivia, am Sorata bei San Pedro in feuchten Gehölzen (Mandon No. 1260). — Herb. Berlin, Wien.")

## 4. Folgerungen.

Vergleichen wir die oben gegebenen Ausführungen über das Vorkommen der verschiedenen mechanischen Ausbildungen im Stengel von *Setaria* mit der im vorhergehenden Kapitel dargestellten, aus exomorphen Merkmalen abstrahierten systematischen Gruppierung, so erkennen wir, daß die Anordnung der mechanischen Gewebe unter keinen Umständen zur systematischen Einteilung verwendet werden kann. Mag man es versuchen, wie man will, es lassen sich keine, durch die gewählten Einteilungsprinzipien umschriebenen, Gruppen herausfinden, die sich decken. Dementsprechend haben wir in der Anordnung der mechanischen Gewebe im Stamm von *Setaria* es mit relativ neuerworbenen, nicht durch größere Deszendenzreihen hindurch vererbten, funktionellen Strukturen zu tun.

Ohne hier weiter ausholen zu wollen und auf die einzelnen Speziesgruppen einzugehen, ist zu konstatieren, daß allein das Klima, resp. die Lebensweise der betreffenden Pflanzen fün die Ausbildung der mechanischen Gewebe als Erklärung in Betracht kommt, derart, daß wir bei Steppen- und Hochgebirgsformen mechanisch sehr leistungsfähige, bei Waldformen dagegen mechanisch minderwertige Anordnungen und Ausbildungen finden.

Aus der systematischen, in ihren kurzen Resultaten oben gegebenen Durcharbeitung geht hervor, daß die Merkmale, die zur Einteilung benutzt wurden, und die in der linearen Anordnung des Schlüssels viele Spezies unterscheiden, an sich genommen nur geringe Bedeutung besitzen. Die Gattung *Setaria* ist nur in zwei, sehr ungleich große, Untergattungen geteilt.

Die Arten dieser Untergattungen sind sich teilweise außerordentlich nahe verwandt. Es könnte deswegen sehr wohl der Zweifel ausgesprochen werden, ob wirklich das nach exomorphen Merkmalen konstruierte System ein natürliches ist, oder ob nicht vielleicht die Typen der Anordnung der mechanischen Gewebe das wirkliche natürliche System darstellen.

Diese Zweifel könnten nicht gelöst werden, wenn nicht bei *Setaria* der außerordentlich günstige Fall vorläge, daß merkwürdig große Verschiedenheiten in der Anordnung der mechanischen Gewebe des Stammes bei den Formen ein und derselben Spezies auftreten.

Mag man zweifelhaft sein, wie die Verwandtschaftsverhältnisse distinktiv sich nahestehender Formen zu deuten sind, mag man bezüglich der systematischen Anordnung verschiedener Spezies zweifelhaft sein, ob das exomorphe System der Deszendenz wirklich entspricht, so kann doch bezüglich der Formen einer und derselben Spezies in dieser Beziehung kein Zweifel sein. Hier sind klargeschlossene systematische Einheiten vorhanden, die nicht angezweifelt werden können und die uns den sicheren Beweis liefern, daß die Anordnung der mechanischen Gewebe und ihre Ausbildung innerhalb der Variationen einer und derselben Spezies auftreten.

Es sind selbstverständlich diejenigen Arten, welche die größte geographische Verbreitung besitzen, bei denen derartige Variationen der mechanischen Gewebe auftreten, daß sogar verschiedene Typen der Anordnung konstatiert werden können.

Vor allen ist *Setaria verticillata* P. B. eine Spezies, die hier aufgeführt werden muß und die ganz außerordentlich verschiedene Anordnungen ihrer mechanischen Gewebe zeigt[1]). Diese Art besitzt eine ungemein große Variationsfähigkeit bezüglich einer ganzen Anzahl von physiologischen Eigenschaften. An verschiedene Temperaturgrade vermochte sie sich anzupassen, was daraus hervorgeht, daß sie als Ackerunkraut über die gesamten Tropen verbreitet ist, in den warmen Übergangsgebieten genau eben so häufig vorkommt, wie in den Tropen, und sogar in den kaltgemäßigten Klimaten als einjähriges Sommergewächs auftritt.

---

[1]) cf. l. III; *S. verticillata* in folgenden Gruppen durch folgende Formen vertreten:

| | | | |
|---|---|---|---|
| $I_1$. | *pyramidalis, brasiliana, ambigua* | A | α |
| $II_1$. | *elongata, typica, breviseta, squarrosa, respiciens* | B | α |
| III. | *antrosa, Miquelii, porphyrochaete* | B | α |
| $IV_3$. | *robusta* | C | α |
| $IV_4$. | *Braunii.* | C | α |
| $IV_4$b. | *floribunda* | C | α |
| VI. | *adhaerens* | E | β |
| VII a. | *aparine, mixta* | E | β |

Die Variationsfähigkeit bezüglich ihres Wasserbedarfes ist kaum geringer: Während sie in den tropischen Ländern vielfach (z. B. Rio de Janeiro, Sa. Katharina in Brasilien, Kamerungebirge in Afrika etc.), in Gegenden stärkster Niederschläge vorkommt, vermag sie andererseits selbst in den Wüsten-Klimaten verwandten Steppengebieten (Suakin, Massaua am Roten Meere, Somaliland etc.) zu leben, wo die Niederschläge ein Minimum darstellen.

Nur die außerordentlich starke Verbreitungsfähigkeit dieser Pflanze, deren Setae mit rückgewendeten Widerhaken versehen sind und dadurch sehr wirkungsvolle Häkelorgane darstellen, kann ihre ausgedehnte Verbreitung, und nur die physiologisch ganz außerordentlich große Plastizität bezüglich der Lebensbedingungen das Fortkommen unter so verschiedenen Klimaten erklären.

Als Ausdruck dieser physiologischen Plastizität treten uns Anordnung und Ausbildung der mechanischen Gewebe im Stamm in außerordentlich typischer Weise entgegen.

Während *Setaria verticillata* P. B. eine Spezies ist, von der wir nicht sagen können, ob sie bezüglich ihrer Heimat alt- oder neuweltlich sei, ob sie also vielleicht schon vor Beginn des reicheren Verkehrsaustausches der alten und der neuen Welt gewandert ist, steht bezüglich der *Setaria glauca* P. B. fest, daß sie altweltlich ist. Sie ist im zentralen Europa ein gewöhnliches Ackerunkraut, geht in ihrer Verbreitung aber durch das gesamte gemäßigte und tropische Asien, sowie durch Afrika bis zur Kapkolonie; auch in Madagaskar ist sie einheimisch, während ihr Vorkommen in Amerika und Australien auf neuerer Einschleppung beruhen dürfte.

Das ungeheure altweltliche Areal dieser Spezies gab ihr aber doch Raum genug, eine große Anzahl von Variationen auszubilden derart, daß *Setaria glauca* P. B. sowohl als Ebenen- als auch als Bergpflanze, sowohl als Pflanze feuchter wie trockener Standorte vorkommt. Nur bezüglich des Lichtbedarfs scheint ausgesagt werden zu können, daß *Setaria glauca* P. B. stets ein großes Maß von Beleuchtung braucht; sie ist nirgends Waldpflanze geworden.

Auch *Setaria glauca* P. B. zeigt bedeutende Variationen hinsichtlich der mechanischen Gewebe ihres Stammes wie *Setaria verticillata* P. B.; die untenstehende Übersicht zeigt dies[1]).

[1]) cf. 1. III, *S. glauca* P. B. mit folgenden Formen in den folgenden Typen vertreten:

| Typ | Formen | | |
|---|---|---|---|
| $I_1$. | *chrysantha, virescens, diminuta* | A | α |
| $I_2$. | *pauciflora* | A | α |
| $II_2$. | *elata* | B | α |
| III. | *typica* | B | α |
| V. | *abyssinica* | D | β |
| VI. | *purpurascens* | E | β |
| VII a. | *pallens, laevigata, holcoides* | E | β |

Der *Setaria glauca* P. B. nahe verwandt und sie durch den ganzen amerikanischen Kontinent vertretend, ist hier *Setaria imberbis* Nees anzuführen. Diese Spezies hat die gleichen Lebensbedingungen wie *Setaria glauca* P. B., sie verlangt die gleiche intensive Insolation; im übrigen kommt sie vom gemäßigten Nordamerika bis Argentinien und Chile, von der Meeresküste bis zu hohen Regionen der ecuadorensischen Anden in fast allgemeiner Verbreitung als Ackerunkraut wie auf Weideboden vor. Welcher Art die Variationen ihrer mechanischen Gewebe sind, zeigt die untenstehende Tabelle[1]).

In Afrika hat sich als ausdauernde Spezies *Setaria aurea* Hochst. von der einjährigen *S. glauca* P. B. abgetrennt. *S. aurea* Hochst. ist viel weniger Ackerunkraut, sondern mehr ein Gras der offenen oder baumbesetzten Steppe; aber auch sie steigt in Ostafrika z. B. vom Meeresufer bis zu bedeutenden Höhen des Kilimandscharo an. Diesen verschiedenen Standorten entsprechend ist offenbar auch die Inanspruchnahme der Torsionsfestigkeit ihres Stammes eine sehr verschiedene. In der unten gegebenen Übersicht sind diese Verhältnisse der Anordnung der mechanischen Gewebe kurz zusammengestellt[2]).

Endlich muß noch als wichtigste Beweismaterie meiner These, daß die Anordnung und Ausbildung der mechanischen Gewebe allerjüngsten Datums ist, etwas genauer auf *S. viridis* P. B. und auf ihren Kulturabkömmling *S. italica* P. B. eingegangen werden.

*S. viridis* P. B. ist altweltlich, und zwar scheint ihre Heimat das gemäßigte Asien zu sein. Erschwert werden allerdings die Untersuchungen über Ursprung und Heimat dieser Pflanze dadurch, daß auch sie ein weit wanderndes Ackerunkraut ist. Immerhin sind die verschiedenen Standorte der *S. viridis* P. B. offenbar nicht allzu variabel, denn die Zahl der hier vorkommmenden Variationen des mechanischen Gewebes ist eine relativ geringe.

---

[1]) cf. 1. III; *S. imberbis* Nees tritt in ihren Sonderformen in folgenden Typengruppen auf:

| | | | |
|---|---|---|---|
| $IV_4$. | *purpurascens* . . . . . . . . . | C | α |
| VI. | *penicillata, typica, villosa* . . . | E | β |
| VII a. | *latifolia, gracilis, flava, viridiseta.* | E | β |

[2]) cf. 1. III; *S. aurea* Hochst. und ihre Formen in folgende Gruppen verteilt:

| | | | |
|---|---|---|---|
| $II_1$. | *minor* **b**, *typica, rubiginosa* . . | B | α |
| III. | *pallida* . . . . . . . . . . | B | α |
| $IV_3$. | *minor* **a** . . . . . . . . . . | C | α |
| $IV_4$. | *grandiflora, minor* **c**., *iridifolia* . | C | α |
| VII a. | *flexuosa* . . . . . . . . . . . | E | β |

(Hier sei erwähnt, daß ich bei drei verschiedenen Exemplaren von *S. aurea* fa. *minor* verschiedene Ausbildungen der mechanischen Gewebe fand — ein Zeichen der Anpassungsfähigkeit derselben Form unter verschiedenen Lebensbedingungen. Die gleiche Beobachtung machte ich auch bei *S. caudata* fa. *typica*.)

Ganz anders bei *S. italica* P. B. Diese Form ist mit Sicherheit nichts anderes als eine kultivierte *S. viridis* P. B. Insbesondere mehrere ostasiatische Formen dieser Spezies können von *S. italica* P. B. nur dadurch unterschieden werden, daß bei ihr die fruchttragenden Ährchen aus dem Fruchtstand ausfallen, während dies bei *S. italica* P. B. nicht der Fall ist.

Auf die Wichtigkeit dieses Merkmales für die Beurteilung der Abstammung kultivierter Pflanzen von wilden Stammformen hat zuerst Koernicke[1]) aufmerksam gemacht. Die Untersuchungen Leekes[2]) über Abstammung und Heimat der Negerhirsen (Pennisetum) basieren wesentlich auf der Verwendung dieses Indikators für die Kulturhöhe der einzelnen Formen.

Ich kann die nach den zitierten Arbeiten allgemein anerkannte Beweiskraft der betreffenden Merkmale für kultivierten oder nicht kultivierten Ursprung der einzelnen Pflanzen hier nicht wiederholen. Meine Erfahrungen hinsichtlich der *S. viridis* P. B. und *S. italica* P. B. haben mich zu vollkommen gleichen Ergebnissen geführt, wobei ich noch hinzufügen möchte, daß die menschliche Kultur noch ein anderes Merkmal der *S. viridis* P. B. zu verändern imstande war. Zwar sitzen die die Caryopse umfassenden Paleae der hermaphroditen Blüten zur Zeit der Fruchtreife bei *S. italica* P. B. der Ährchenrhachis fest an, während dieselben bei *S. viridis* P. B. sich abgliedern, aber die Skulptur der bezeichneten Umhüllung der Caryopse wurde in der Weise in der Kultur verändert, daß hochkultivierte Formen von *S. italica* P. B. keine Spur der bei *S. viridis* P. B. deutlich erkennbaren Querrunzelung der Samenumhüllung zeigen. Dadurch sind die Früchtchen der *S. italica* P. B. glatt, diejenigen von *S. viridis* P. B. dagegen mehr oder weniger rauh. Die ersteren springen bei Drusch aus den sie umhüllenden Glumae heraus und lassen sich dementsprechend leicht vom Menschen gewinnen.

Es sind also nur für die Menschen vorteilhafte Abweichungen, die eine systematische Abtrennung der Kulturform *S. italica* P. B. von der wilden *S. viridis* P. B. erlauben; bezüglich phylogenetischer Fragen müssen beide Formen als Einheit angesehen werden.

So sehen wir nun, daß bei wenigen Formen der kultivierten *S. italica* P. B. völlig die gleichen Anordnungen der mechanischen Gewebe vorkommen, wie wir sie bei *S. viridis* P. B. finden; aber gegenüber der relativ wenig variablen *S. viridis* P. B. zeichnet sich die kultivierte *S. italica* P. B. ganz auffällig durch die sehr

---

[1]) Koernicke, in Verhandl. des naturhist. Vereins Bonn 1887, p. 54 und in Koernicke & Werner, Handbuch des Getreidebaues 1885, Bd. I, p. 289.

[2]) Leeke, in Zeitschr. für Naturwissenschaften, Dissertation 1907, p. 80/108.

verschiedenen Ausbildungen der mechanischen Gewebe ihrer Stämme aus. (Vergl. die untenstehende Übersicht.)[1])

Nicht ein einziger der bei den wilden *Setaria*-Arten aufgefundenen Typen der mechanischen Gewebe in den Stämmen, Typen, die dort über Unterfamilien und Spezies zerstreut vorkommen, fehlt innerhalb des phylogenetisch jedenfalls einheitlichen Formenkreises der *S. italica* P. B.

Wir kommen deshalb zu dem sicheren Schluß, daß diese Gewebe und ihre Anordnung allerjüngsten Entstehungsdatums sind.

Dabei machen wir die Beobachtung, daß diejenigen Formen von *S. italica* P. B., deren Stämme durch die ausgebildeten, fruchttragenden Infloreszenzen am wenigsten in Anspruch genommen werden, nämlich die Formen von *S. italica* P. B. subsp. *Moharium* Kcke., bezüglich der Ausbildung der mechanischen Gewebe die niedrigeren Stufen darstellen und auch die geringste Variationsfähigkeit besitzen, während bei *S. italica* subsp. *maxima* Kcke., derjenigen Form, die in Ostasien die eigentliche und einheimische Getreidepflanze darstellt, die Variation weitaus am bedeutendsten ist. Hier treten uns auch die kompliziertesten und am besten funktionierenden Ausbildungen des mechanischen Systems entgegen, und es kann nicht verkannt werden, daß die Fruchtbarkeit der Pflanze (ausgedrückt durch die Schwere des Fruchtstandes) in einem deutlichen Verhältnis zu der Ausbildung des mechanischen Gewebes des Stammes steht.

Wir werden in dieser Ausbildung der mechanischen Gewebe die Vorbedingung für die Reifung schwerer Fruchtstände zu sehen haben; dementsprechend wurden mit der Fruchtbarkeit der Form unbewußterweise auch die mechanischen Gewebe im Stamm einer Zuchtwahl unterworfen, und die großen Resultate dieser menschlichen Zuchtwahl führten zu der von uns konstatierten Erscheinung, daß innerhalb des Formenkreises der *S. italica* P. B. die Differenzen in der Anordnung und Ausbildung des mechanischen Systems größer sind, als sie sich sonst bei Vergleich aller übrigen, teilweise sich systematisch keineswegs nahestehenden, Spezies der Gattung *Setaria* aufzeigen lassen.

---

[1]) cf. 1. III; *S. italica* mit ihren Subspezies *maxima* und *Moharium* kommt in folgenden Gruppen vor:

| *maxima:* | | |
|---|---|---|
| $II_1$. *gigas* . . . . . . . | B | α |
| $IV^1$. *lobata, longiseta, comosa, rubra, breviseta* | C | α |
| $IV_2$. *aurantiaca, macrochaete* . . . . . . | C | α |
| $IV_3$. *californica* . . . . | C | α |
| $IV_4$a. *philippinensis* . . . | C | α |

| *Moharium:* | | |
|---|---|---|
| $II_1$. *nuda* . . . . . . . . | B | α |
| III. *brunnea* . . . . . . | B | α |
| $IV_3$. *praecox* . . . . . . | C | α |
| VI. *mitis, violacea* . . . | E | β |
| VII. *pabulare, paupera, Metzgeri* . . . . . | E | β |
| VIIa. *japonica* . . . . . | E | β |

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen lassen den Gedanken aufkommen, daß es sich bei der gesteigerten Ausbildung und funktionell zweckmäßigen Anordnung der mechanischen Gewebe, speziell bei *S. italica* P. B., um ähnliche Dinge handeln könne, wie sie in der zoologischen Entwicklungsmechanik bezüglich der Knochenstruktur etc. bekannt geworden sind.

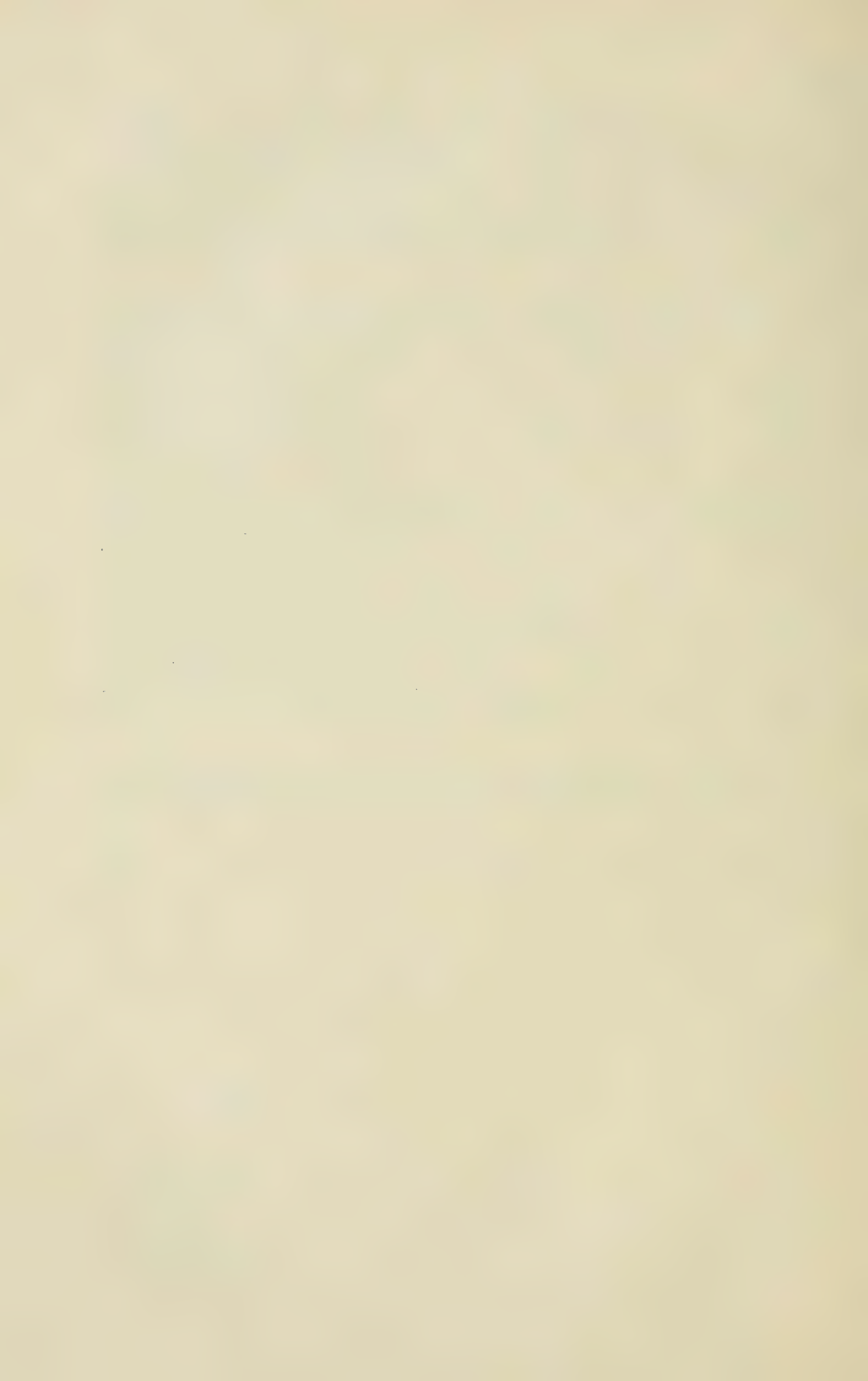
Ähnliche Gesichtspunkte, daß bei mechanischer Inanspruchnahme genügende Gewebe erzeugt würden, hat Pfeffer in einem Referat über von Hegler ausgeführte Untersuchungen niedergelegt[1]. Nach Hegler sollten bei *Helleborus niger* im Blattstiel dann, wenn dieses Organ im Experiment belastet wird, ganze Sklerenchymfaserbündel auftreten, die sich als mächtige Sicheln (im Querschnitt) um den Weichbast der Gefäßbündel herumlegen. Diese Angabe hat aber alle Bedeutung verloren, seit Ball[2] nachgewiesen hat, daß Heglers Versuche unrichtig sind, und insbesondere seit Pfeffer selbst erklärt hat, daß er leider durch die Angaben Heglers getäuscht worden sei.

Wir werden dementsprechend, wie ich dies getan habe, in der Vermehrung und zweckmäßigen Anordnung des mechanischen Gewebes bei *Setaria*-Formen, deren Infloreszenzen besonders schwer sind, nicht eine direkte Beeinflussung durch die Last des Blüten- resp. Fruchtstandes, sondern den Ausdruck der Züchtung gleichlaufender und sich ergänzender Eigenschaften zu sehen haben.

---

[1] Siehe Berichte über die Verhandlungen der K. S. Gesellschaft der Wissensch., math.-phys. Klasse, 1891, p. 638/43, und Pfeffer: Pflanzenphysiologie II, § 36, p. 148/49.

[2] Jahrbücher für wissensch. Botanik 1903, Bd. 39, p. 305/08, und Pfeffer: Pflanzenphysiologie II, § 87, p. 425/26.



# Heliotropische Studien.

## Dritte Mitteilung.

(Anhang zur zweiten.)

Von **Ernst Pringsheim.**

---

Da meine „Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit“ [1]) vor Beginn der guten Jahreszeit abgeschlossen werden mußten, konnten einige Versuchsserien damals nicht beendet werden. Endgültig zu entscheiden blieb einmal die Frage nach dem heliotropischen Grenzwinkel, der Endstellung, die erreicht wird, wenn niedrig gestimmte Keimlinge einem Lichte von hoher Intensität ausgesetzt werden, das schon deutlich reaktionsverzögernd wirkt [2]). Zweitens war nicht sicher genug erwiesen worden, ob die Verhinderung der heliotropischen Reaktion durch nachträgliche allseitige Belichtung unter Rotation nicht doch vielleicht einer Stimmungserhöhung zugeschrieben werden könnte [3]).

Für beide Zwecke waren die im Winter allein brauchbaren *Avena*-Keimlinge nicht zu benutzen, weil sie bei längerer Belichtung ihr Wachstum zu schnell einstellen.

Es wurden daher im Mai und Juni im botanischen Institut in Halle einige Versuche mit *Sinapis alba, Brassica Napus, Vicia sativa* und *Pisum sativum* angestellt, von denen das wesentliche hier berichtet werden soll.

### 1. Heliotropischer Grenzwinkel.

9. V. 09. Etiolierte Keimlinge von *Sinapis alba* werden in verschiedenen Entfernungen, 10, 20, 40 und 60 cm von einer starken Nernstlampe [4]), aufgestellt. Der Versuch steht über Nacht, d. h. von 6—9 Uhr. Darauf alle Keimlinge genau in der Lichtrichtung, was durch Visieren kontrolliert wird.

Da von früher her bekannt ist, daß bei so hoher Lichtintensität die der Lichtquelle am nächsten stehenden Keimlinge am spätesten

---

[1]) 2. Mitteilung. Diese Beiträge, Bd. IX, Heft III, 1909.

[2]) A. a. O. S. 424. [3]) A. a. O. S. 447.

[4]) 205 Volt, 0,5 Amp., etwa 60—70 HK.

reagieren, — denn schon bei 60 cm (über 175 Meterkerzen) ist das „Optimum" (Wiesner) wesentlich überschritten[1]), — so kann hieraus geschlossen werden, daß aus der Winkelstellung nicht die geringere Reizintensität hellen Lichtes hervorgeht.

Dem Studium desselben Problemes gelten die folgenden Versuche.

11. V. 09. Dasselbe wie oben mit *Brassica Napus*. Resultat dasselbe.

15. V. 09. 19° C, 45% Luftfeuchtigkeit. *Vicia sativa* und *Brassica Napus*, Lichtkeimlinge. Je ein Topf von beiden in 10, 20, 30 und 50 cm von der Nernstlampe aufgestellt. Beginn $10^h$ 45′.

$11^h$ 15′. Die der Lampe am nächsten stehenden *Vicia*-Keimlinge (7—8 cm) schon deutlich gekrümmt.

$11^h$ 30′. Dieselben stark gekrümmt, auch die bei 20 und 30 cm haben deutlich reagiert. Bei 50 cm noch alle gerade, ebenso alle *Brassica*-Keimlinge.

$11^h$ 37′. *Vicia* auch bei 50 cm gekrümmt.

$11^h$ 45′. *Brassica* fängt bei 8—9 cm an. *Vicia* in der Nähe der Lampe horizontal.

$12^h$. *Brassica* bei 10 und 20 cm schwach gekrümmt. *Vicia* bei 7—8 cm übergekrümmt.

$12^h$ 15′. *Brassica* hat bei 10 und 20 cm deutlich reagiert, bei 30 cm noch schwach, bei 50 cm garnicht. *Vicia* ist bei 10, 20 und 30 cm über die Lichtrichtung hinaus, bei 50 cm noch nicht ganz um 90° gekrümmt[2]).

Im Gegensatz zu diesem Vorversuch mit Lichtkeimlingen steht der folgende, an dieser Stelle wichtigere, mit Dunkelkeimlingen.

21. V. 09. 19° C, 45% Luftfeuchtigkeit. *Vicia sativa* und *Brassica Napus* etioliert. 10, 20, 40, 60 und 100 cm von der Nernstlampe. Beginn $9^h$ 20′. $11^h$ 15′ *Brassica* bei 100 cm deutlich gekrümmt.

$11^h$ 30′ stärker.

$11^h$ 45′. *Brassica* bei 60 cm gekrümmt.

---

[1]) Vgl. 1. Mitteilung. Diese Beiträge, Bd. IX, Heft II, 1908, S. 277.

[2]) Lichtkeimlinge von *Vicia sativa* sind bei starker Beleuchtung das schnellst reagierende Objekt, das mir vorgekommen ist. Sie krümmen sich oft so stark über, daß die Spitze vertikal abwärts steht, doch wird sie schließlich in die Lichtrichtung eingestellt. Reaktionszeit nur 25—30 Min., der Beginn der Krümmung ist sehr plötzlich. Eine etwa vorhergehende mikroskopische Krümmung, die unmerklich in die sichtbare überginge, wie das W. Polowzow für die chemotropische und geotropische Reaktion gefunden hat, ist nicht zu beobachten. Ich finde mich darin in vollkommener Übereinstimmung mit Blaauw. (Die Perzeption des Lichtes, Extrait du Recueil des Travaux. Bot. Néerl., vol. V, S. 31 ff.). Dasselbe gilt übrigens für *Avena sativa*, wo zwar die Krümmung anfangs nicht in dem Tempo fortschreitet, aber ihr Beginn doch ganz scharf ist.

$12^h$. *Brassica* bei 100 cm stark gekrümmt, bei 60 cm auch schon kräftige Beugung, alle anderen gerade.

$12^h$ 15′. *Brassica* alle mit Reaktion, die aber nach der Lampe zu abnimmt. *Vicia* alle gerade.

$12^h$ 30′. *Vicia* beginnt bei 100 cm.

$12^h$ 45′. *Vicia* bei 100 cm gut gekrümmt, bei 60 cm erster Anfang.

$1^h$. *Brassica* alle über 90° gekrümmt. *Vicia* nur bei 100 deutlich, bei 60 noch schwach gekrümmt, bei 40 cm gerade.

$2^h$ 45′. *Brassica* alle genau in der Lichtrichtung. *Vicia* überall noch schwach, nur bei 100 cm etwas besser, bei 10 cm gerade, bei 20 cm einzelne ganz schwach, bei 40 cm alle schwach gekrümmt.

$4^h$. *Vicia* bei 10 cm noch gerade, bei 20 cm auch noch nicht alle gekrümmt, selbst bei 100 cm noch keine sehr starke Krümmung.

$5^h$. *Vicia* zeigt bei 10 cm einzelne gekrümmte, sonst kaum verändert.

Am nächsten Morgen um $9^h$ alle Keimlinge, sowohl von *Brassica* als auch von *Vicia* rechtwinklig gekrümmt, Abweichungen von der Lichtrichtung nicht zu konstatieren. Bei *Vicia* die hellst beleuchteten Keimlinge kräftig rotbraun gefärbt, ein Zeichen der Gesundheit[1]).

Der Nachweis, daß auch aus den heliotropischen Grenzwinkeln kein Schluß auf die schwächere Reizwirkung starken Lichtes erlaubt ist, darf als vollkommen geglückt betrachtet werden. Es muß nur bedacht werden, daß die Verzögerung infolge der notwendigen Stimmungserhöhung verschieden groß sein kann, bei *Vicia sativa* ist sie z. B. sehr bedeutend, bei *Brassica Napus* und *Avena sativa* weniger. So erklärt es sich, daß man *Vicia*-Keimlinge bei zu kurzer Versuchsdauer für indifferent halten möchte, daß sie aber schließlich doch noch reagieren. Das kann unter Umständen recht lange dauern. Natürlich hat die Leichtigkeit des Eintretens negativer Krümmungen mit der Länge der Adaptationszeit nichts zu tun. Je langsamer die Stimmung steigt, desto leichter wird man bei großer Empfindlichkeit „Indifferenz" beebachten können, wie es bei *Vicia sativa* der Fall ist[2]), während *Avena sativa* vermöge ihrer schnelleren Umstimmungsfähigkeit bald wieder positive Reaktion zeigt.

Der leichteren Übersicht wegen mögen die Resultate der beiden letzten Versuche mit *Vicia* noch einmal in Tabellenform folgen. Vergleicht man sie mit den früher (1. Mitteil., S. 276/77) gegebenen Tabellen für *Brassica Napus* und *Sinapis alba,* so sieht man leicht,

---

[1]) Vgl. O. Richter Über Anthokyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Medizin. Klinik 1907, S. 1.

[2]) So ist auch eine frühere Bemerkung (2. Mitteil., S. 272) zu verstehen. Bei *Vicia sativa* ist eben die beobachtbare Differenz zwischen Licht- und Dunkelkeimlingen außergewöhnlich groß.

worin sich *Vicia sativa* von jenen unterscheidet. Die Differenzen im Verhalten von Licht- und Dunkelkeimlingen sind viel größer. Die Beleuchtungsintensität ist bei den neuen Versuchen in 30 cm von der Lampe ungefähr so groß wie früher bei 25 cm.

**Vicia sativa.**

Reaktionsverlauf bei Hell- und Dunkelkeimlingen.

| Abgelaufene Zeit seit Beginn des Versuches in Minuten. | | Entfernung von der Lampe in cm | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 8—10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 100 |
| Licht-Keimlinge | 30 | + | ∾ | ∾ | | ∾ | | |
| | 45 | ++ | + | + | | ∾ | | |
| | 52 | ++ | + | + | | + | | |
| | 60 | ++ | ++ | + | | + | | |
| | 75 | ++ | ++ | ++ | | + | | |
| | 90 | ++ | ++ | ++ | | ++ | | |
| Dunkel-Keimlinge | 130 | ∾ | ∾ | | ∾ | | ∾ | +? |
| | 145 | ∾ | ∾ | | ∾ | | +? | + |
| | 160 | ∾ | ∾ | | ∾ | | +? | + |
| | 265 | ∾ | +?? | | +? | | + | + |
| | 340 | ∾ | +? | | +? | | + | + |
| | 400 | +?? | +? | | +? | | + | + |
| | 1360 | ++ | ++ | | ++ | | ++ | ++ |

Die Mitteilung weiterer Versuche ist wohl nicht nötig, da alle dasselbe Resultat ergaben.

## 2. Wirkung nachträglicher allseitiger Reizung auf die induzierte heliotropische Krümmung.

Es handelte sich darum, zu prüfen, ob auch dann, wenn ein Steigen der Lichtstimmung ausgeschlossen erscheint, die nachträgliche Rotation gegen eine Lichtquelle eine vorher durch einseitige Belichtung induzierte tropistische Reizung auszulöschen im Stande ist. Es mußte also möglichst bei konstanter Stimmung gearbeitet werden, und um sicher zu sein, daß jedenfalls keine niedrigere herrschte, wurde von Keimlingen ausgegangen, die am Tageslicht gewachsen, also jedenfalls höher gestimmt waren. Zunächst wurde ein Vorversuch gemacht, um zu prüfen, wie lange unter den gewählten Umständen gereizt werden mußte, um sichere Krümmung zu erhalten. Zu lang durfte ja die Induktion auch nicht sein, denn bei vorgeschrittener Reizwirkung konnte klarerweise eine nachträgliche Beeinflussung nicht erwartet werden.

16. V. 09. *Vicia sativa,* im Gewächshaus erwachsene Lichtkeimlinge rotieren 30 Min. in 100 cm Entfernung von der Nernstlampe

um die vertikale Achse, $9^h\ 55'$— $10^h\ 25'$. Darauf wird der Klinostat angehalten und je ein Töpfchen nach 10, 20, 30 und 40 Sek. sowie nach 1 und 2 Min. ins Dunkle gestellt. $10^h\ 55'$, ∾; $11^h\ 20'$, 2 Min. + ??; $11^h\ 40'$, ebenso; $12^h$, 2 Min. +, 1 Min. + ??, die anderen ∾; $12^h\ 20'$, nur das 2 Min. exponierte deutlich gekrümmt.

Darauf kommen die 6 Töpfchen wieder auf den Klinostatenteller und werden bei derselben Beleuchtung gedreht von $12^h\ 30'$ ab.

$2^h\ 45'$ werden 3 Töpfchen heruntergenommen und in derselben Entfernung von der Lichtquelle 5 Min. gereizt, darauf **a** ins Dunkle, **b** wieder 5 Min. rotiert und dann ins Dunkle gestellt und **c** wird nun dauernd auf dem Klinostaten belichtet.

$2^h\ 51'$ werden die drei anderen ebenso behandelt, aber mit den doppelten Zeiten, also alle drei 10 Min. exponiert, darauf **d** ins Dunkle, **e** noch 10 Min. rotiert, dann ins Dunkle, **f** wird dauernd rotiert.

$3^h\ 30'$. Die nachträglich rotierten mindestens ebenso stark gekrümmt wie die gleich ins Dunkle gestellten. Krümmungen ausgeprägt.

$3^h\ 45'$. Alle stark gekrümmt. Differenzen nicht sicher, aber e am stärksten, $90^0$ gebeugt.

$4^h$. Die Krümmung von c und f fast ganz verschwunden, die von b und e deutlich geringer als die von a und d.

17. VI. 09. Ursprünglich etiolierte Keimlinge von *Brassica Napus* werden 24 Stunden bei trübem Wetter im Gewächshaus auf den Teller des Klinostaten gebracht, darauf rotieren sie 100 cm von der Nernstlampe von $9^h\ 20'$— $9^h\ 50'$. Es ergibt sich, daß eine Induktion von 2 und 3 Min. nicht ausreicht, Reaktion zu bewirken, wohl aber eine solche von 4 Min.

Vier Töpfe mit den gerade gebliebenen Keimlingen kommen von $11^h$ bis $11^h\ 40'$ wieder auf den Klinostaten vor die Nernstlampe, dann werden 2 Töpfe 3 Min. und 2 Töpfe 5 Min. gereizt; von ihnen kommt je einer ins Dunkle, einer wieder auf den Klinostatenteller für 3 resp. 5 Min. und dann erst ins Dunkle.

$12^h$ überall ∾; $12^h\ 15'$ alle +; aber die rotierten scheinen weniger gekrümmt als die gleich ins Dunkle gestellten, die unter sich ziemlich gleich sind. $12^h\ 30$. Die rotierten bleiben etwas zurück, während bei den anderen die Reaktion fortschreitet. $12^h\ 45'$. Die rotierten fast gerade, die anderen gut gekrümmt.

18. VI. 09. Junge *Vicia sativa*-Keimlinge, am Licht gewachsen. Der Morgen des Versuchstages trübe. Die Pflänzchen kommen ins Dunkelzimmer, wo sie 1 Stunde 100 cm vor der Nernstlampe rotieren, $9—10^h$.

Drei Töpfe werden 3 Min. belichtet, dann a ins Dunkle, b 3 Min. rotiert, dann ins Dunkle, c dauernd auf dem Klinostaten. Ebenso

werden d, e und f behandelt, aber mit 5 Min. langer Induktion und Rotation.

$11^{h}$ 15′ a u. d deutlich am besten gekrümmt, aber b u. e nicht sehr zurück, c u. f eben erster Beginn.

$11^{h}$ 30′ a, b u. c +?? bis ∾
d u. e +, f ∾

$11^{h}$ 45′ ebenso, die Krümmungen schreiten nicht recht fort. Offenbar Stimmung noch zu hoch oder Induktion zu kurz, daher werden die Töpfchen alle wieder auf den Klinostatenteller gebracht, diesmal aber von oben (100 cm) belichtet, um die bei langer Rotation sonst unausbleiblichen Krümmungen durch Beschattung zu verhüten. So drehen sie sich über Nacht. Am nächsten Morgen zeigen alle Spitzennutation, die vorher nicht vorhanden war[1]).

$9^{h}$ 10′, wie oben gereizt und rotiert, aber a, b u. c 5 Min., d, e u. f 10 Min.

$9^{h}$ 50′ a, b u. c +?
d, e u. f ∾

$10^{h}$ 5′ a, b u. c +
d, e u. f +, eher stärker

$10^{h}$ 15′ a stärker als b, c fast garnicht gekrümmt,
d stärker als e, e stärker als f, aber auch dieses deutlich gekrümmt

$10^{h}$ 30′ a hat gut reagiert, b u. c ∾
d ++, e +?, f +?

$10^{h}$ 45′ a ++ b u. c ∾
d ++ e u. f ∾

$11^{h}$ 15′ ebenso.

22. VI. 09. Derselbe Versuch mit demselben Resultat.

22. VI. 09. *Vicia sativa* am Licht gewachsen, rotiert 100 cm von der Nernstlampe $4^{h}$ 15′ — $4^{h}$ 45′.

Darauf exponiert und rotiert wie oben, aber 10 und 15 Min.

$5^{h}$ 15 alle +?

$5^{h}$ 30′ a + b +? e ∾
d + c +? f ∾

$6^{h}$ 15′ a ++ b +? c ∾
d ++ e +? f ∾

23. VI. 09. Derselbe Versuch, aber die ins Dunkle gestellten werden nicht beobachtet, um Störungen sicher zu vermeiden.

---

[1]) Vielleicht ist das dem Einfluß der Dunkelzimmerluft zuzuschreiben? Vgl. O. Richter: Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Jahrb. f. wissensch. Botan. Bd. 46, 1909, S. 491.

Vorgewöhnung $10^h$ 15′ — $11^h$.
Reizung $11^h$ — $11^h$ 10′, resp. $11^h$ 15′.
$11^h$ 30′ c u. f +
$11^h$ 45′ weiter
$12^h$ Krümmung geht zurück
$12^h$ 15′ Krümmung ausgeglichen.
Nun die anderen verglichen:
$12^h$ 20 a ++ b + c ∾
d ++ e + f ∾

Der Versuch wird noch mehrmals mit gleichem Erfolge wiederholt, unter anderem auch mit Haferkeimlingen:

24. VI. 09. Etiolierte Keimlinge von *Avena sativa.*

Diesmal wird schwaches Licht benutzt, um schnell auf konstante Stimmung zu kommen, was bei diesem Material nötig ist. 6 Töpfe rotieren 200 cm vor der 16kerzigen Glühlampe $10^h$ 5′ — 35′, 3 werden 5′, 3 werden 10′ gereizt, darauf ins Dunkle (a u. d) resp. 5 u. 10′ rotiert (b u. e) oder dauernd (c u. f). Beobachtet wird nur bei rotgelbem Lichte, die andere Lampe derweil ausgelöscht.

$11^h$ 20′ bei allen keine Reaktion
$11^h$ 30′ a, b u. c ∾
d u. e +?? f ∾
$11^h$ 40′ a +?? b u. c ∾
d + e +? f +??
$11^h$ 50′ a +? b u. c ∾
d + e +? f +??
$12^h$ 30′ a, b u. c ∾
d + e u. f ∾.

Also auch hier dasselbe Resultat, nachträgliche allseitige Reizung, erzeugt durch Rotation, löscht vorausgegangene Induktion aus, auch wenn dafür gesorgt wird, daß dabei die Stimmung nicht mehr steigen kann.

Ein Unterschied zeigt sich in diesen Resultaten gegenüber den früheren Versuchen, der für ihre Auffassung bedeutungsvoll ist. Bei den neuen Experimenten tritt nämlich überall eine anfängliche Krümmung zutage, auch wenn nach der Induktion dauernd rotiert wird, während früher die Reizung völlig ausgelöscht schien. Das ist wohl darauf zurückzuführen, daß in adaptierten Keimlingen sogleich nach der einseitigen Belichtung die auf die Krümmung hinzielenden Prozesse ohne Hemmung einsetzen können, während bei Benutzung tiefst gestimmten Materiales immer eine Zeit verstreicht bis die Reaktion mit maximaler Kraft beginnt. In diese Periode fällt aber dann schon die allseitige Reizung, und diese kann daher die Krümmung noch ganz

verhindern. Eine andere Deutung ist mir nicht ersichtlich; aber wie dem auch sei, jedenfalls spricht dieser Ausfall der Versuche für die Auffassung, daß wirklich während der Rotation eine allseitige Reizung stattfindet, die ausgleichend wirkt. Wenn das aber so ist, so dürfte auch der Heliotropismus auf Unterschiedsempfindlichkeit beruhen, und wir hätten dann wohl alle überhaupt existierenden Reizbarkeiten theoretisch auf eine solche zurückgeführt[1]).

---

Auf S. 452 der zweiten Mitteilung habe ich gesagt: „Ostwald stellt sich im Anschluß an Loeb vor, daß es spezifische »heliotropische Stoffe« gibt". Das „spezifische" ist zu streichen, denn wie Herr Dr. Wo. Ostwald brieflich mit Recht betont, sind die Oxydasen, auf deren photochemische Beeinflussung durch das Licht er seine Theorie gründet, gerade Stoffe von der allgemeinsten Verbreitung und Wirksamkeit.

---

Während des Druckes meiner Arbeit, der durch äußere Gründe verzögert wurde, erschien ferner die ausführliche Arbeit von A. H. Blaauw „Die Perzeption des Lichtes" (Extrait du recueil des travaux botan. neérl. vol. V, S. 209). Da diese manches für die von mir behandelten Probleme wichtige enthält, möge es erlaubt sein, mit einigen Bemerkungen auf sie einzugehen.

Zunächst freue ich mich, die allgemeine Übereinstimmung in den experimentellen Befunden konstatieren zu können, besonders wo es sich um die Wirkung verschieden langer Induktionen und um die Konstatierung einer wohl definierten phototropischen Reaktionszeit, auch bei mikroskopischer Beobachtung handelt. Seine Resultate sind für die Stütze des ganzen Tatsachengebäudes um so wertvoller, als er mit viel stärkerem Lichte arbeiten konnte und ein physiologisch wie morphologisch so stark abweichendes Objekt wie *Phycomyces nitens* in den Kreis der Beobachtungen gezogen hat[2]).

Da sich aber Blaauw nicht damit begnügt, gesicherte Schlüsse aus seinen Versuchen zu ziehen, sondern sie gleichzeitig hoch über fremde stellt, die ihm wegen ihrer Kompliziertheit „nur zum Teil oder gar keine Berechtigung" zu haben scheinen, so fühle ich mich ge-

---

[1]) Für den Geotropismus leistet das die Noll-Haberlandt-Nemečsche Theorie.

[2]) Auch seine Versuche mit farbigem Licht sind sehr verdienstlich. Daß *Phycomyces* auch dann noch reagiert, wenn es von der Lichtquelle durch ein Strahlenfilter getrennt ist, das alles kurzwellige Licht, inklusive grün absorbiert, konnte ich bestätigen. Doch ergaben neue Versuche mit Keimlingen der verschiedensten Art wiederum, daß ein für diese unwirksames Licht durch Methylorange leicht erzielbar ist.

zwungen, etwas genauer auf seine theoretischen Erörterungen einzugehen und zu zeigen, daß die von Blaauw betonte Einfachheit der Reizvorgänge, denen man mit einfachen Methoden nachspüren müsse, z. T. bei tieferem Eingehen verschwindet.

Die Beweisführung Blaauws für die obige Behauptung gipfelt darin, daß es genüge, ein einheitliches photochemisches System anzunehmen, worauf sich die Gesetze der Perzeption, Gegenreaktion, Stimmungsveränderung und negativen Reaktion von selbst ergäben. (S. 125/126.)

Der Vergleich der Solarisation einer photographischen Platte mit der negativ heliotropischen Reaktion ist wohl ohne Zweifel fallen zu lassen. Die Ähnlichkeit ist so äußerlich, und es ist so wenig einzusehen, wie auf die Weise, selbst bei der Annahme eines entsprechenden chemischen Vorganges in der Pflanze, eine Wegkrümmung vom Lichte entstehen sollte, daß es unnötig ist, alle Differenzen beider Vorgänge hier aufzudecken[1]). Eins aber ist schon hierbei charakteristisch für die Vergleiche des Verfassers: er ist nur zu sehr geneigt, jede auftauchende Analogie für seine Zwecke zu verwenden, ohne sie mit den übrigen Erscheinungen in ausreichenden inneren Zusammenhang zu bringen. So wird hier eine Spezialerscheinung an der photographischen Platte herangezogen, während an anderen Stellen wieder Gesetze, die nur für ganz anders geartete photochemische Systeme gelten, als gleichzeitig wirksam angenommen werden. Will man aber solche Vergleiche fruchtbar gestalten, so muß man schärfer vorgehen.

Man kann verschiedene Arten von photochemischen Vorgängen unterscheiden, von denen die zwei Hauptgruppen sich zunächst dadurch unterscheiden, daß der zu beobachtende chemische Prozeß bei der einen unter Energieaufnahme, bei der anderen unter Energieverlust vor sich geht.

A. In dem ersten Falle verschiebt das Licht das Gleichgewicht entgegen den thermochemischen Kräften anfangs schnell, dann immer langsamer bis zur Konstanz; der neue Zustand ist nur bei dauernder Energiezufuhr beständig, und das System kehrt im Dunkeln in das alte Verhältnis zurück (falls die Reaktionsgeschwindigkeit dazu ausreicht).

B. In dem zweiten Falle wird ein unter geeigneten Umständen freiwillig verlaufender exothermischer Vorgang unter Forträumung von Widerständen durch das Licht ermöglicht, indem ein endothermischer

[1]) Bei der photographischen Platte schwindet bei langer Belichtung die Entwickelungsfähigkeit wieder. Es handelt sich aber nicht um ein Rückgängigmachen des primären Vorganges, sondern um eine Weiterveränderung der entstandenen Reaktionsprodukte. Das geht aus der schließlich auch ohne Entwickelung sichtbar werdenden Reduktion des Halogensilbers hervor.

Zwischenprozeß durch Belichtung hervorgerufen wird. Da von den sich gleich weiter verwandelnden Zwischenprodukten stets gleich viel vorhanden ist, verläuft der Vorgang bei gleicher Lichtintensität mit konstanter Geschwindigkeit, d. h. proportional der Zeit. Im Dunkeln wird der eingeleitete Vorgang sistiert, sobald das Zwischenprodukt verbraucht ist, nie aber rückgängig gemacht.

C. Auch bei den unter Energiegewinn verlaufenden Vorgängen (A) ist ein Zurückgehen im Dunkeln (ebenso wie bei dem obigen Zwischenprozeß) natürlich dann unmöglich, wenn eins der entstehenden Reaktionsprodukte entweicht oder sich weiter umsetzt. Hierher gehören wohl die Vorgänge in der belichteten Halogensilberemulsion. Der Prozeß würde im Dunkeln rückgängig gemacht werden, wenn das in minimalen Spuren entstehende Chlor oder Brom am Entweichen verhindert würde. Da das aber nicht der Fall ist, bleibt der bei Schluß der Belichtung erreichte Zustand stationär, und eine photographische Platte verliert auch durch lange Aufbewahrung nichts von ihrer Entwickelungsfähigkeit. Dadurch und durch die offenbar sehr geringe, chemisch nicht nachweisbare Veränderung in der lichtempfindlichen Schicht wird außerdem erreicht, daß das System praktisch unendlich weit entfernt bleibt von dem der betreffenden Lichtintensität bei dauernder Einwirkung entsprechenden Gleichgewichte, solange nämlich normal, d. h. nicht stark überbelichtet wird. Daher können die bei allen chemischen Reaktionen durch die entstehenden Produkte bedingten Gegenwirkungen vernachlässigt werden, und so steigt auch hier die Wirkung proportional der Belichtungszeit an.

Welche von diesen Arten photochemischer Systeme sich Blaauw in der heliotropischen Pflanze wirksam denkt, kann ich aus seiner Arbeit nicht ersehen. Er führt alle drei an und jede immer da, wo er sie für seine Zwecke braucht. Denn bei der von Bunsen und Roscoe studierten Vereinigung von Chlor und Wasserstoff[1]) wirkt das Licht „katalytisch" (B.); der von Luther und Weigert untersuchte Fall war der der Polymerisation von Anthracen zu Dianthracen im Licht, der im Dunkeln vollkommen zurückgeht (A.); dann wird auch die Halogensilberemulsion zum Vergleich herangezogen, in der wahrscheinlich ein an sich reversibler Vorgang durch das Entweichen eines Reaktionsproduktes dauernd gemacht wird (C.), und endlich soll die negative heliotropische Reaktion eine innere Ähnlichkeit mit dem Prozeß der Solarisation haben (Blaauw S. 125 u. 126), der noch nicht aufgeklärt ist, aber jedenfalls die weitere Zersetzung eines Reaktionsproduktes darstellt[2]).

---

[1]) Blaauw S. 132.

[2]) Vgl. Anmerkung S. 79.

Blaauw hat nun nachgewiesen, daß bei der phototropischen Perzeption die Proportion zwischen Zeit, Lichtintensität und Reizwirkung innerhalb weiter Grenzen zutrifft. Der Gültigkeitsbereich ist aber vielleicht insofern doch wieder eng, als das Gesetz nur bei Induktionen an der Reizschwelle geprüft wurde, wobei angenommen werden kann, daß erst ein sehr kleiner Teil der möglichen Erregungshöhe erreicht ist[1]. Es könnten somit alle drei Arten von photochemischen Systemen vorliegen; freilich auch alle möglichen anderen Vorgänge. Denn diese Proportionalität bedeutet eben nichts, als daß der angestrebte Vorgang noch sehr weit von seinem Gleichgewicht entfernt ist[2]. Jede ansteigende Kurve kann auf ein kurzes Stück als gerade Linie betrachtet werden, besonders im Anfang, wo die Abweichung noch gering ist. Man könnte so z. B. mit demselben Recht auf einen photoelektrischen oder thermischen Vorgang schließen[3].

Nehmen wir nun einmal den verlockenden Vergleich mit photochemischen Vorgängen auf, ohne uns zunächst irgendwie zu binden, und versuchen wir, wie weit wir mit ihm kommen. Eins muß uns von vornherein klar sein: nur ein endothermischer, reversibler Prozeß, dessen Gleichgewicht durch Zufuhr von Lichtenergie verschoben wird, kann hier in Betracht kommen, falls wir den, jeder Beleuchtungsstärke entsprechenden konstanten Zustand und das Zurückgehen im Dunkeln erklären wollen. Das Reizmengengesetz für die Belichtung an der Reizschwelle wäre kein Hinderniß gegen diese Annahme, da auch ein solches System, wie oben dargelegt, sich anfangs proportional der Zeit verschieben könnte. Blaauw ist aber ebenso wie Fröschel (Naturwissenschaftliche Wochenschrift 1909, No. 27, S. 423) wohl im Irrtum, wenn er glaubt, daß aus einer solchen Annahme dann auch ohne weitere Überlegung die Gültigkeit des

[1]) Nathansohn und Pringsheim, Jahrb. für wissenschaftl. Bot. 1908, Bd. 45, S. 186.

[2]) Dementsprechend wurde das Proportionalitätsgesetz schon früher, allerdings mit einer gewissen Reserve, die auch jetzt noch berechtigt erscheint, ausgesprochen. (Nathansohn und Pringsheim 1908. a. a. O. S. 180.)

[3]) Dasselbe Gesetz gälte z. B. für die Erwärmung eines schwarzen Körpers durch Bestrahlung, solange die Differenz gegen die Umgebung gering ist, weil dann nur wenig von der aufgenommenen Wärme abgegeben wird. Mit steigender Temperatur wird die Abgabe durch Strahlung und Leitung immer größer, sodaß schließlich ein Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von Energie eintritt. Es herrscht also vollkommene Analogie mit der heliotropischen Pflanze, deren Erregung bei einseitiger Belichtung gleichfalls erst rasch, dann langsamer steigt und schließlich konstant wird. Wir wollen aus dieser Parallele nicht etwa schließen, daß die heliotropischen Erregungsvorgänge thermischer Natur sind. Das Beispiel soll nur zeigen, wie wenig aus solchen Analogien geschlossen werden kann, die lediglich auf entsprechende quantitative Verhältnisse, aber nicht auf die Art der in Betracht kommenden Energieumwandlungen hindeuten.

Talbotschen Gesetzes für dauernde Reizung hervorginge[1]) und wenn er S. 132 sagt: „statt der komplizierten Unterschiedsschwellen hätte die Wirkung intermittierenden Lichtes auf die einfache Schwelle bestimmt werden können“. Zunächst haben wir nicht die Unterschiedsschwellen bestimmt, sondern eine Art „Nullmethode“ angewendet, wobei das Ausbleiben einer Reaktion das Gleichgewicht zwischen zwei Einwirkungen anzeigte. Solche Methoden sind in der Physik als besonders exakt bekannt; und auch in unserem Falle wurde eine Genauigkeit erreicht, wie sie in physiologischen Experimenten selten ist. Ferner wäre nicht vorauszusehen gewesen, daß eine Gesetzmäßigkeit, die an der Reizschwelle gilt, auch bei dauernder Reizung bestehen bleibt, wobei die Bedingungen offenbar durchaus andere sind; denn das geradlinige Ansteigen der Erregung kann ja nur im Beginn der Reizung, aber nicht bei Annäherung an das Gleichgewicht gelten. Weiter kann über die Reizstärke eines Lichtes bei dauernder Einwirkung nur eine solche „Kompensationsmethode“ etwas aussagen. Und schließlich waren wir durch die Erörterungen über das Zustandekommen des Talbotschen Gesetzes zu der Forderung gekommen, daß „die Gegenreaktion von der Erregungshöhe abhängig sein muß, aber unabhängig von der Fortdauer oder dem Erlöschen der auslösenden Ursache“. (Nathansohn und Pringsheim a. a. O. S. 181.) Es waren also Schlüsse auf innere Vorgänge möglich, über deren Art man bis dahin so gut wie nichts wußte.

Untersuchungen über die Wirkung intermittierenden Lichtes auf umkehrbare photochemische Reaktionen sind nun meines Wissens bisher nicht angestellt worden. Nach genauem Vergleich der bekannten Tatsachen komme ich aber zu dem Schlusse, daß der Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes auch für diese nichts im Wege steht. Das würde bedeuten, daß dasselbe (scheinbare) Gleichgewicht, das durch konstante Zufuhr einer gewissen Energiemenge in der Zeiteinheit erhalten wird, bei einer gewissen Frequenz auch durch die von gleichlangen Pausen unterbrochene Einwirkung der doppelten Intensität zustande käme. Es würde das folgendermaßen vor sich gehen können: Gehen wir von dem konstanten Zustande mit der der Lichtintensität i entsprechenden Erregungshöhe e aus und lassen wir nun eine Zeit lang die doppelte Lichtmenge 2 i auffallen, der dann eine gleichlange Dunkelpause folgen soll u. s. f. Dann wird beim Einsetzen der stärkeren Reizursache die Erregung eine gewisse Zeit lang genau so geradlinig ansteigen, als ob wir von der Erregungshöhe 0 ausgegangen wären und nun die Lichtintensität i einwirken ließen. Vor Beendigung dieses, der Zeit proportionalen Anstieges setzt nun die Dunkelpause

[1]) Für neuerliche mündliche Besprechung dieser Frage bin ich Herrn Prof. A. Nathansohn-Leipzig zu Dank verpflichtet.

ein, und mit dieser beginnt ein ebenfalls anfangs geradliniger entgegengesetzt und im selben Winkel verlaufender Abfall der Erregung. Auch dieser wird unterbrochen, bevor die Kurve merklich vom geradlinigen Verlauf abweicht u. s. f. Es ist klar, daß auf die Weise die oben geschilderte Gesetzmäßigkeit zustande kommt, indem das System in geringem Maße und nach beiden Seiten gleich stark um das Gleichgewicht oscilliert, falls nur die Intermittenz schnell genug vor sich geht. Sehen wir nun zu, ob diese Schilderung einerseits mit den Vorgängen, die wir in der Pflanze annehmen können, andrerseits mit den Gesetzen eines photochemischen Systems von der hier angenommenen Art harmoniert. Wir haben dreierlei hypothetische Annahmen gemacht. 1. postulierten wir den erneuten geradlinigen Anstieg der Erregung, resp. des positiven chemischen Prozesses beim Übergang von der Lichtintensität i zu der doppelten. In den Untersuchungen von Guttenberg[1]) hat sich gezeigt, daß die heliotropische Erregung sehr lange Zeit ansteigt, ehe sie zum Gleichgewicht kommt, wie das früher (Nathansohn u. Pringsheim a. a. O. S. 185) schon vermutet wurde. Das dürfte bei Verstärkung der Reizung, ebenso wie beim Ausgehen vom „reizlosen“ Zustande gelten. Es dürfte also auch hier die Abweichung vom geradlinigen Anstieg zu vernachläßigen sein, falls die Hellperioden nicht zu lang werden. 2. Die zweite Annahme ist die, daß der Abfall der Erregung in der Dunkelpause gleichfalls geradlinig erfolgt. Hier können entsprechende Gründe angegeben werden. Aus den Untersuchungen von Ohno[2]) hat sich ergeben, daß das Abklingen einer Erregung gleichfalls sehr lange Zeit dauert, also ebenfalls auf eine längere Strecke als geradlinig betrachtet werden kann; 3. wurde angenommen, daß das Entfernen vom mittleren Gleichgewicht bei der oben geschilderten Oscillation nach oben gleich stark ist wie nach unten. Die Wahrscheinlichkeit dieser Voraussetzung ergibt sich einmal daraus, daß wir ja von einem Zustande ausgehen, in dem Gleichgewicht herrscht, d. h. die Gegenreaktion die Erregung in der Zeiteinheit gerade um denselben Betrag vermindert, um den die Lichtreizung sie erhöht. Nimmt man nun außerdem an, daß auch hier der Vorgang anfangs proportional der Zeit und der Intensität verläuft, so muß bei der Erhöhung der Lichtintensität auf das doppelte das Überwiegen der fortschreitenden Tendenz geradesoviel ausmachen, wie bei gänzlicher Ausschaltung der Belichtung in der gleichen Zeit zurückgeht. Gehen wir von der konstanten Beleuchtung i aus, so hat diese in der Zeiteinheit den Effekt e; nun 2 i, also 2 e, folglich Anstieg: 1 e. Der Abstieg in der Zeiteinheit gleicht aber dem Effekt von $i = 1$ e. Also keine Veränderung des Systems.

[1]) Jahrbücher für wissenschaftl. Botan. 1908, Bd. 45, S. 230.
[2]) Jahrbücher für wissenschaftl. Botan. 1908, Bd. 45, S. 618, 638 etc.

Alle diese Erörterungen können natürlich auch für unser photochemisches System gelten. Bei diesem wäre das Verhältnis der gleichzeitig, aber entgegengesetzt verlaufenden Reaktionen einmal von der Lichtintensität und zweitens von der Menge der reagierenden Substanzen abhängig.

Bisher wurde die Annahme gemacht, daß in der Hellperiode die Gegenreaktion, in der Dunkelpause der positive Vorgang nicht merklich hineinspielte. Diese Forderung braucht aber vielleicht auch nicht einmal zu bestehen, wenn nur in beiden Fällen die Abweichung von der geraden Linie dieselbe Größe hat[1]).

Man sieht, daß auf die Weise dieselbe Auffassung vom Zustandekommen des Talbotschen Gesetzes entsteht wie sie früher entwickelt wurde (Nathansohn und Pringsheim a. a. O. S. 172 ff.). Der der Gegenreaktion zugrundeliegende, von der Belichtung nicht direkt abhängige Vorgang (vgl. oben S. 82) fände sein Analogon in der chemischen Rückwirkung, die die Verschiebung des Gleichgewichtes durch das Licht aktiviert. Daß sie auch der photochemischen Hypothese von Blaauw entspricht, ist weniger wesentlich, denn die entwickelten Vorstellungen können auch hier wieder ebensogut auf thermische oder elektrische Vorgänge passen, solange nur die Forderung gewahrt bleibt, daß es sich um ein System handeln muß, dessen Gleichgewicht durch Energiezufuhr verschoben wird, bei deren Konstanz in ein Gleichgewicht kommt und beim Ausbleiben des Energiezuflusses in den Anfangszustand zurückkehrt[2]).

Immerhin muß anerkannt werden, daß die von Fröschel und Blaauw gefundenen Tatsachen die Sachlage wesentlich geklärt haben. Daß aber Blaauw selbst zu dieser Einsicht nicht ganz durchgedrungen war, zeigen schon die oben erwähnten Mißverständnisse über die Bedeutung der Summationsversuche. Ein anderes wird auf Seite 130

[1]) Es ist also aus der Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes auch bei langen Perioden nicht unbedingt zu folgern, daß das Ansteigen proportional der Zeit über die Reizschwelle hinaus gilt, die ja selbst bei Berücksichtigung der hohen Stimmung nie 45 Minuten (a. a. O. S. 161) erreichen würde. Sehr stark dürften die Abweichungen aber selbst in so langer Zeit nicht sein, solange das Talbotsche Gesetz gilt Bei sehr langen Pausen allerdings und nicht zu schwachem Lichte findet ein Abweichen von diesem Gesetze statt, in dem die Durchschnittswirkung sinkt (a. a. O. S. 160). Es kann das z. B. durch ein Hineinspielen von Gegentendenzen infolge der großen Energiezufuhr bei der langen Hellperiode bewirkt worden sein, die um so wirksamer wäre, als in den langen Dunkelpausen die Stimmung schon wesentlich gesunken sein konnte.

[2]) Vgl. z. B. das Helmholtzsche Beispiel des Multiplikators. (Nathansohn und Pringsheim a. a. O., S. 182), auf das alles hier Gesagte gleichfalls stimmen würde. In welcher Form man diese Vorstellungen auf die entsprechenden Gesetzmäßigkeiten beim Geotropismus übertragen könnte, kann hier nicht erörtert werden.

seiner Arbeit ausgesprochen. Dort heißt es: „Wenn man nur schnell genug intermittiert, so hat ein solches System, das, aus dem Dunkeln kommend, durch den Lichtreiz aus seinem Gleichgewicht gebracht worden ist, keine Gelegenheit, in den Zwischenmomenten merkbar in seine Ruhelage zurückzukehren, und die intermittierend zugeführte Energie hat denselben Effekt, wie eine gleich große Quantität, welche kontinuierlich zugeführt wird . ." u. s. f. Er unterscheidet in den folgenden Zeilen drei Stufen, die durch die Schnelligkeit der Intermittenz definiert werden. Je schneller diese, desto größer soll der Effekt sein. Es ist aber klar, daß auch durch die schnellsten Wechsel nie eine Wirkung erzielt werden kann, die über die, welche das Talbotsche Gesetz fordert, hinausginge[1]). Die erste Stufe, wo das System in den Dunkelperioden nicht merklich zurückgeht, ist vielmehr durch die verhältnismäßig geringe Abweichung vom Anfangszustande (wie sie an der Reizschwelle sich darstellt) definiert. Die zweite Stufe wird von ihm dadurch gekennzeichnet, daß „das System wiederholt Gelegenheit hat, mehr oder weniger weit nach seinem Gleichgewicht zurückzukehren". Das ist in Wirklichkeit nicht wegen der längeren Pausen der Fall, sondern weil dieses Gleichgewicht vorher wesentlich verschoben worden ist. Es handelt sich hier also um intermittierende Dauerreize. Werden die Pausen noch länger, dann sinkt die Gesamtwirkung, wie oben erwähnt, allerdings.

Die Verwirrung ist aber noch größer, denn auf Seite 153 benutzt Blaauw das Wort Gegenreaktion („parallel mit der Ermüdung des Auges") für Stimmungserhöhung, auf Seite 155 offenbar für die negativen Erscheinungen, „die bei etwas größeren Energiequantitäten bald merklich werden" und auf derselben Seite unten für die antagonistische chemische Reaktion, die in dem reversiblen photochemischen Perzeptionssystem wirksam sein soll, also für das was auch wir Gegenreaktionen nennen. Daß es nicht angängig ist, all' das zusammenzuwerfen, liegt auf der Hand. Wenn von den drei Faktoren, auf die „alle verschiedenen phototropischen Reaktionen zurückzuführen sind", der erste, die primäre Reaktion (d. h. die primäre Erregung) als photochemischer Vorgang aufgefaßt wird, so kann der chemisch entgegengesetzte Prozeß nicht gleichzeitig die „Gegenreaktion, die bei etwas größeren Energiequantitäten bald merklich wird", d. h. also wohl die negative Reaktion, und der Gleichgewichtszustand zwischen beiden „die Erscheinung der Adaptation oder Stimmung" sein, denn diesem entspräche doch dann die Indifferenz oder nach wieder anderer Auffassung desselben Autors die konstante Erregungshöhe bei längerer Reizung mit der gleichen Lichtinten-

[1]) Es ist das für das Auge von Lummer und Pringsheim in der physikalisch-technischen Reichsanstalt auch experimentell nachgewiesen worden.

sität. Die negative Reaktion wird das eine Mal (z. B. S. 126) auf Solarisation, das andere Mal (S. 155) auf den Gegenprozeß im reversiblen photochemischen System zurückgeführt! Daß die negative Reaktion auch mit dem autotropischen Ausgleich, also mit der physiologischen Gegenreaktion, ganz abgesehen von der Auffassung, die man über diese hat, nichts zu tun haben kann, habe ich auf Seite 431 meiner zweiten Mitteilung gezeigt. Letztere führt zur Konstanz der Erregungshöhe und damit des Krümmungswinkels bei konstanter Reizung und zum schließlichen Ausgleich der Reaktion im Dunkeln. Erstere ist eine Folge der hohen Erregung, die bei deren Sinken sofort zurückgeht (Blaauw S. 87), und wird durch eine besondere Gegenreaktion ausgelöscht. Sie stellt gewissermaßen ein Überschlagen des Pendels bei zu starkem Anstoß dar, während die Gegenreaktion durch das Zurückfallen in die Gleichgewichtslage versinnbildlicht werden kann.

Schließlich bleibt mir noch zu zeigen, daß auch der Vorgang der Stimmungserhöhung etwas für sich bestehendes ist, das nichts mit der Gegenreaktion und Verschiebungen in einem hypothetischen photochemischen Perzeptionssystem, zu tun hat. Um ein chemisches Modell auszudenken, daß auch diese Erscheinung umfaßte, müßte man schon das Ineinandergreifen von mindestens drei chemischen Vorgängen annehmen, von denen einer der primären Erregung und der Gegenreaktion, einer der negativen Reaktion und einer der Stimmungserhöhung zu Grunde gelegt werden müßte. Dazu käme aber dann noch der eigentliche autotropische Krümmungsausgleich und sicher auch mancherlei zwischengeschaltete Reizkettenglieder. Keinesfalls kann „die Erscheinung der Adaptation oder Stimmung die Eigenschaft eines lichtempfindlichen Systems“ sein „bei konstanter Energiezufuhr in ein bestimmtes, photochemisches Gleichgewicht zu geraten“ (Blaauw Seite 156). Denn erstens bedeutet dieses Gleichgewicht ja die Konstanz der Erregungshöhe, und zweitens wäre dadurch nicht die Verkürzung der Reaktionszeit durch die Stimmungsanpassung erklärt. Vor allem aber könnte dann eine im Stimmungsgleichgewicht befindliche Pflanze auf einen einseitigen Reiz von gleicher Intensität überhaupt nicht reagieren, während in Wirklichkeit die Krümmung auch dann bis zum konstanten Grenzwinkel geht.

Zum Schlusse möchte ich noch betonen, daß diese etwas breiten Erörterungen nicht gemacht wurden, um das Verdienst von Blaauws Experimenten zu schmälern, sondern weil sie eine gute Gelegenheit gaben, die Sachlage noch einmal im Zusammenhang darzustellen und zu zeigen, daß eine eingehendere Analyse immer wieder lehrt, wie verwickelt die Vorgänge in Wirklichkeit sind, und daß ein Anhalt für ihre wahre Natur schwer zu gewinnen ist.

**Halle a. S.,** Botanisches Institut, Oktober 1909.

# Über die Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen in Bikarbonat- und Karbonatlösungen.

Von **Udo Angelstein.**

## Einleitung.

### Bisherige Arbeiten und ihre Resultate.

Der Reichtum vieler Gewässer (z. B. auch des Halleschen Leitungswassers) an Bikarbonaten und die Tatsache, daß viele Wasserpflanzen Calciumkarbonat abscheiden, legt den Gedanken nahe, daß die submersen Pflanzen die Bikarbonate unter Bildung von Karbonaten für den Assimilationsprozeß verwerten. Diese Frage ist schon mehrfach von Forschern berührt worden, ohne daß eingehende Untersuchungen darüber angestellt wären. Schon Raspail[1]) spricht den Gedanken aus, daß die Wasserpflanzen imstande seien, die Bikarbonate im Assimilationsprozeß auszunutzen. Auch Hanstein[2]), Cohn[3]) u. a. äußern sich in diesem Sinne.

Während diese Forscher, soweit sie überhaupt über bloße Erwägungen hinausgehen, nur das Calciumbikarbonat im Auge haben, fand Draper[4]), daß Wasserpflanzen auch Natriumbikarbonat für die Assimilation verwerten können. Dieses Resultat ward jedoch von Grischow angezweifelt. Hassack[5]), der über Kalkinkrustation bei Wasserpflanzen arbeitete, prüfte daher gelegentlich diese Frage nach. Er brachte die Pflanzen in eine Alkalibikarbonatlösung von bekannter Konzentration und stellte sie ans Licht. Nach einigen Tagen fand er, daß die Lösung deutlich alkalisch reagierte und daß 76% der Bikarbonate in einfache Karbonate übergeführt waren. Daraus schloß er, „daß die Pflanzen imstande sind, einen Teil der Kohlensäure den

---

[1]) Raspail, Nouv. systême de chim. org., 1833.

[2]) Hanstein, Bot. Zeitung, 1873, S. 964.

[3]) Cohn, Abhdlg. d. schles. Ges., Bd. II, S. 52 (1862).

[4]) Draper, Ann. chim. phys. (3.) Tome XI, S. 223 (1844).

[5]) Hassack, Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, S. 472.

gelösten Alkalikarbonaten zu entziehen". Dieses Resultat ist nicht ganz einwandfrei, da sich die Bikarbonate an der Luft von selbst schon zersetzen und unter Freiwerden von Kohlendioxyd in Karbonate übergehen; nähere Untersuchungen hierüber vermissen wir.

Zuletzt hat Nathansohn[1]) die Frage nach der Verwertung der Bikarbonate und Karbonate in Angriff genommen. Er weist darauf hin, daß die Meerespflanzen in einem Medium assimilieren, in dem die Kohlensäure nicht frei gelöst, sondern an Basen gebunden ist, zum Teil einfach, zum Teil doppelt. Ferner macht er darauf aufmerksam, daß ein hohes biologisches Interesse darin liegt, festzustellen, „bis zu welcher Grenze die Ausnutzung des Bikarbonats von statten geht". Doch gibt Nathansohn in dieser Arbeit außer der eingehenden Darstellung der chemisch-physikalischen Verhältnisse in Bikarbonat- und Karbonatgemischen nur wenig über seine Resultate an. Ob die Angabe, daß eine Sauerstoffabscheidung am Licht in einer 0,15 %igen $K_2CO_3$-Lösung durch einen Zusatz von 0,07 % $KHCO_3$ hervorgerufen wurde, die Grenze angeben soll, bei der eine assimilatorische Ausnutzung des Gemisches noch möglich ist, habe ich nicht ersehen können.

Es erschien daher eine dankbare Aufgabe, die Bedeutung der Bikarbonate für die Kohlensäureassimilation der submersen Wasserpflanzen zu untersuchen. Die Ergebnisse meiner Versuche sind in dieser Arbeit wiedergegeben.

## I. Die Rolle der Bikarbonate bei der Kohlensäureassimilation. Methode der Untersuchung.

Ich verwandte zu meinen Versuchen *Hydrilla verticillata, Elodea canadensis, Elodea densa, Potamogeton decipiens, Ceratophyllum submersum.* Zur Prüfung des Einflusses der verschiedenen Lösungen auf die Assimilation benutzte ich die Blasenzählmethode. Wenn man dafür sorgt, daß das Wasser, in dem die Versuchspflanzen assimilieren sollen, mit Sauerstoff genügend gesättigt ist, und die Pflanzen vollständig mit Wasser bedeckt sind, ist diese Methode ganz brauchbar. Vor allem gestattet sie, Vergleiche über die Intensität der Sauerstoffabspaltung unter verschiedenen Bedingungen anzustellen. Transitorische Wirkungen, die sich durch das Herausheben der Pflanze beim Wechsel der Lösungen ergaben, suchte ich dadurch auszuschalten, daß ich die einzelnen Beobachtungen jedesmal längere Zeit, 25—30 Minuten lang, fortsetzte. Solche vorübergehende Störungen bestanden darin, daß die Pflanzen bei Übertragung in bessere Assimilationsbedingungen meist sofort nach dem Einbringen in die Flüssigkeit eine kurze Zeit, 1—2 Minuten

[1]) Nathansohn, Berichte über d. Verhdl. d. Kgl. sächs. Ges. d. W., Math. Phys. Kl., Bd. 59 (1907).

lang, einen sehr starken, aber rasch abnehmenden Blasenstrom ausschieden, bevor die Sauerstoffabscheidung einen konstanten Wert annahm. Umgekehrt ward bei Übertragung in schlechtere Bedingungen die Blasenzahl unter die sich bald ergebende konstante Größe herabgedrückt. Diese Störungen traten aber nicht regelmäßig auf.

Ein Maß für die Kohlensäurezerlegung gab die Zahl der pro Minute austretenden Sauerstoffblasen. Für genauere Messungen war es notwendig, daß die Blasen nicht zu groß und möglichst von gleichem Durchmesser waren. Ich erreichte dies auf die Weise, daß ich die Schnittfläche mittels einer Schere herstellte. Wechselte die Größe der Blasen innerhalb einer Versuchsreihe, so mußte der Schnitt erneuert werden, und die bis dahin gemachten Beobachtungen mußten für einen Vergleich unberücksichtigt bleiben.

Um nun bei einer Änderung der Intensität der Sauerstoffabscheidung die Wirkung der Salze von dem Einfluß anderer Faktoren zu trennen, war es zunächst nötig, die Schwankungen, die durch die wechselnde Stärke des Tageslichtes verursacht werden, auszuschalten. Ich benutzte daher als Lichtquelle eine Auerlampe. Ein weiter Glaszylinder, der mit Wasser gefüllt dicht vor die Lampe gestellt ward, diente als Lichtsammelapparat. Die Versuchspflanze befand sich in einem zweiten Zylinder von etwa 1 l Inhalt in der Brennfläche der Zylinderlinse. Um die Entfernung von der Lichtquelle konstant zu halten, befestigte ich die Pflanze an einem Glasstabe, der durch ein Stativ gehalten ward. Die Anordnung war so getroffen, daß das Gefäß unter der Pflanze fortgezogen und so die Lösungen gewechselt werden konnten. Durch das Versuchsgefäß ging ferner ein Kühlrohr, durch das Leitungswasser geleitet ward, in mehreren Windungen hindurch; dieses ermöglichte es, durch die Lampe bewirkte Temperaturerhöhungen auszugleichen und das Wasser auf einer konstanten Temperatur von 14°—16° C. zu erhalten. Die Schwankungen innerhalb einer Versuchsreihe betrugen nie mehr als 1° C.

Bei meinen Versuchen benutzte ich vielfach Leitungswasser. Dieses enthält nach den amtlichen Analysen in 1 l im Durchschnitt etwa 208 mg in Bikarbonat gebundene Kohlensäure. Da die Pflanzen stets gleichmäßig gut in diesem Wasser assimilierten, so daß gleich große Objekte zu den verschiedenen Zeiten auch ungefähr dieselbe Zahl von Sauerstoffblasen abgaben, und da, wie die Analysen zeigen, die Zusammensetzung des Wassers zu den verschiedenen Zeiten nicht wesentlich wechselt, so habe ich bei Vergleichen verschiedener Versuchsreihen, die nicht mit demselben Objekt ausgeführt waren, die $CO_2$-Zerlegung in dem Leitungswasser als Norm zugrunde gelegt.

Es kam mir nun darauf an, den Einfluß der Bikarbonate auf die Kohlensäurezerlegung durch die Pflanzen zu untersuchen. Das Leitungs-

wasser enthält aber eine ganze Anzahl von Stoffen, die geeignet wären, die Wirkung zugesetzter Salze zu modifizieren und so die Entscheidung der Frage, welche Rolle die Bikarbonate dabei spielen, zu erschweren. Um diesen Faktor auszuschalten, benutzte ich daher destilliertes Wasser als Lösungsmittel. Zuvor war nun nötig, den Einfluß des destillierten Wassers auf die $CO_2$-Zerlegung festzustellen, um dann an die Behandlung der Hauptfrage gehen zu können.

## Die Wirkung des destillierten Wassers.

Das bei den Versuchen verwendete destillierte Wasser stellte ich vor der Benutzung, wo nicht anders angegeben, 4—5 Tage lang in flachen Gefäßen auf, damit es aus der Luft Kohlensäure und Sauerstoff aufnehmen konnte. Außerdem leitete ich während dieser Zeit öfters Luft mit einem Gummigebläse hindurch. Ich verglich nun die Sauerstoffabscheidung in diesem destillierten Wasser mit der in Leitungswasser. Dabei ergab sich, daß die Pflanzen, die im Leitungswasser kräftig assimilierten, im destillierten Wasser gar keine oder doch nur vereinzelte Sauerstoffblasen ausschieden, obgleich das Wasser doch reichlich mit Luft in Berührung gestanden hatte. Es galt nun, den Grund für diese Erscheinung zu suchen.

Die starke Depression der $CO_2$-Zerlegung könnte ihre Ursache in den veränderten osmotischen Verhältnissen haben, die durch das Fehlen von gelösten Salzen bedingt sind, oder der Mangel speziell an bestimmten Nährsalzen konnte dabei eine Rolle spielen oder endlich, die aus der Luft aufgenommene und als solche gelöste Kohlensäure genügt nicht, um eine einigermaßen kräftige Sauerstoffabspaltung zu ermöglichen.

Um den Einfluß der osmotischen Verhältnisse zu prüfen, setzte ich dem destillierten Wasser solche Salze zu, die für die Assimilation indifferent sind, wie Kalisalpeter, Natronsalpeter, Kochsalz, und zwar in Lösungen, die einer 0,1 %, 0,2 % . . . 1 %igen $KNO_3$-Lösung isosmotisch waren. Eine merkbare Veränderung in der $CO_2$-Zerlegung konnte durch diese Zusätze nicht erreicht werden. Die osmotischen Verhältnisse scheinen also für die starke Depression der Sauerstoffabscheidung nicht von Bedeutung zu sein. Erst bei höherer Konzentration beeinflußt der osmotische Druck, aber wie später gezeigt wird, im entgegengesetzten Sinne die Assimilation.

Um die Rolle der Nährsalze zu prüfen, fügte ich die Salze in der Zusammensetzung der Sachs'schen Nährlösung zu, doch auch jetzt zeigte sich keine Änderung in der $CO_2$-Zerlegung.

Endlich benutzte ich Leitungswasser, das abgekocht und sofort filtriert worden war. Dieses Wasser enthielt alle Bestandteile des

frischen Leitungswassers, nur waren die Bikarbonate durch das Kochen zerstört und die dabei ausfallenden Karbonate durch Filtrieren entfernt worden. Dieses Wasser blieb einige Tage an der Luft stehen und ward wieder mit Kohlensäure und Sauerstoff versehen. Es ergab sich fast dasselbe Resultat wie im destillierten Wasser; *Elodea* schied mehrere Stunden lang in dem betreffenden Wasser nur 8 Blasen pro Minute aus, während dieselbe Pflanze in frischem Leitungswasser 80 bis 90 Blasen pro Minute produzierte.

Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß im destillierten Wasser sich aus der Luft nicht genügend Kohlensäure löst. Im Wasser löst sich aus einem darüber befindlichen Gasgemisch: $g = \alpha \cdot \frac{rp}{760}$; wobei $\alpha$ der Absorptionskoeffizient der Kohlensäure in Wasser ist; $\frac{rp}{760}$ ist der Partialdruck der Kohlensäure, r ist der Teil, den das zu berechnende Gas in dem Gasgemisch ausmacht, also auf 1 l bezogen $r = 0{,}0035$; p ist der Atmosphärendruck. Nehmen wir diesen zu $p = 760$ an, so ist $\frac{rp}{760} = 0{,}003$. Der Absorptionskoeffizient $\alpha$ ist nach Landolt-Börnsteins Tabellen für $CO_2$:

| t | $\alpha$ |
|---|---|
| 0° | 1,713 |
| 5° | 1,424 |
| 10° | 1,194 |
| 15° | 1,019 |
| 20° | 0,878 |

Bei $t = 20^0$ ist also $g = 0{,}878 \cdot 0{,}003 = 0{,}002634$, d. h. in 1 l $H_2O$ sind 0,002634 l $CO_2$ gelöst, also 0,2634%. So viel Prozent wären es, wenn $CO_2$ von 0° vorläge; bei einer Lufttemperatur von 20° ist aber statt $\alpha = 0{,}878$ zu setzen: $0{,}878\ (1 + 0{,}0037099 \cdot 20 = 0{,}943145$ [s. Landolt-Börnstein, Ausdehnungskoeffizient für $CO_2$]. Es ist also $g = 0{,}9522 \cdot 0{,}003 = 0{,}00272942$ l $CO_2$ in 1 l $H_2O$, oder das Wasser enthält rund 0,27 Volumprozent aus der Luft stammende $CO_2$. Das ist eine bedeutend höhere Konzentration, als sie in der Luft herrscht. Wenn die Sauerstoffabspaltung trotzdem so gering ist, so läßt sich dies vielleicht dadurch erklären, daß weniger die absolute Kohlensäuremenge, als vielmehr die $CO_2$-Tension eine wichtige Rolle bei der Assimilation spielt. Um die Tension zu erhöhen, leitete ich durch das destillierte Wasser neben Luft kurz vor dem Versuche etwa eine Stunde lang reine Kohlensäure. Es tritt dann eine Übersättigung ein, die die $CO_2$-Tension erhöht. Versuche mit diesem Wasser ergaben folgendes Resultat:

*Hydrilla* in frischem Leitungswasser, bei einer Auerlampe. Blasenzahl p. Minute.

| | | |
|---|---|---|
| 120 | 120 | 119 |
| 120 | 121 | 120 |
| 120 | 121 | |
| 120 | 120 | |
| 121 | 120 | |

Dieselbe Pflanze in destill. Wasser, das 4 Tage an Luft gestanden. Bei Auerlicht.

| | | |
|---|---|---|
| 0 | 1 | 0 |
| 0 | 1 | 1 |
| 1 | 0 | 0 |
| 0 | 0 | 0 |
| 1 | 0 | |
| 0 | 0 | |
| 0 | | |
| 0 | | |

Dieselbe Pflanze in destill. Wasser, das 4 Tage an Luft stand und durch das kurz vorher $CO_2$ geleitet war. Auerlicht.

| | | |
|---|---|---|
| 10 | 46 | 50 |
| 31 | 48 | 50 |
| 40 | 48 | 51 |
| 44 | 50 | |
| 45 | 49 | |

Dieselbe Pflanze in destill. Wasser, das 4 Tage an Luft stand. Im hellen Sonnenlichte.

| | | |
|---|---|---|
| 8 | 53 | 70 |
| 21 | 55 | 72 |
| 39 | 58 | 73 |
| 47 | 61 | 74 |
| 51 | 62 | 74 |
| 53 | 65 | |

An den Ergebnissen fällt zunächst auf, daß die Pflanze im destillierten Wasser, das mit Luft gesättigt war, bei Auerlicht fast keine Blase abschied, im Sonnenlichte dagegen $CO_2$ zerlegte. Das spricht für die Annahme, daß die Kohlensäuretension von Bedeutung für die Sauerstoffabspaltung ist. Die Pflanzen werden im Sonnenlichte bedeutend stärker erwärmt; selbst wenn das Wasser gekühlt wird, nehmen die Pflanzenteile mehr Wärme auf als im Auerlichte. In der Nähe der Pflanze steigt die Spannung der Gase, und dieser lokale $CO_2$-Überdruck erleichtert die Zersetzung. Erzeugte man diesen Überdruck durch reichliches Einleiten von Kohlensäure, so ging die $CO_2$-Zerlegung auch bei der Auerlampe vor sich. Es ergab sich aber auch, daß selbst in dem destillierten Wasser, das mit $CO_2$ übersättigt war, die $O_2$-Abspaltung hinter der in Leitungswasser zurückbleibt. Da andere Faktoren, wie Gehalt an neutralen Salzen oder Nährstoffen nicht in Betracht kommen, lag es nahe, das im Leitungswasser befindliche Bikarbonat als Ursache anzusehen. Dieses Ergebnis führt dazu, die Wirkung der Bikarbonate auf die $CO_2$-Zerlegung zu untersuchen.

### Der Einfluß der Bikarbonate auf die Assimilation.

Während die Pflanzen in dem mit Luft gesättigten destillierten Wasser die Kohlensäure nicht in merklichem Grade zu zersetzen vermochten, trat sofort ein Blasenstrom auf, wenn man dem Wasser nur

wenig Kaliumbikarbonat zusetzte. Die Sauerstoffabgabe ließ sich durch weitere Zusätze von Bikarbonat so weit steigern, daß sie derjenigen im Leitungswasser gleichkam, ja diese noch übertraf. Es ist

**Versuchsreihe mit Hydrilla in $KHCO_3$-Lösung.**

| In Leitungswasser | In dest. Wasser, das 5 Tge. an Luft stand und durch das kurz vorher $CO_2$ geleitet | In 0,3%iger $KHCO_3$-Lösung | In 0,5%iger $KHCO_3$-Lösung | In 0,7%iger $KHCO_3$-Lösung | In 0,9%iger $KHCO_3$-Lösung | In 1,3%iger $KHCO_3$-Lösung | In 1,7%iger $KHCO_3$-Lösung | In 2,5%iger $KHCO_3$-Lösung | In 3%iger $KHCO_3$-Lösung | In 4%iger $KHCO_3$-Lösung | In 5%iger $KHCO_3$-Lösung |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 185 | 0 | 131 | 172 | 200 | 211 | 185 | 160 | 69 | 53 | 64 | 77 |
| 185 | 0 | 136 | 178 | 200 | 208 | 178 | 164 | 40 | 47 | 58 | 48 |
| 184 | 0 | 140 | 178 | 201 | 210 | 163 | 160 | 33 | 45 | 54 | 47 |
| 184 | 50 | 146 | 176 | 200 | 207 | 165 | 159 | 35 | 43 | 48 | 48 |
| 184 | 69 | 150 | 177 | 202 | 205 | 164 | 158 | 34 | 45 | 45 | 48 |
| 183 | 80 | 153 | 177 | 201 | 206 | 166 | 156 | 34 | 46 | | 47 |
| 183 | 77 | 156 | 177 | 203 | 206 | 168 | 153 | | 44 | | 46 |
| 182 | 78 | | | | | 167 | 150 | | | | |
| 182 | 79 | | | | | | 147 | | | | |
| 182 | 81 | | | | | | 145 | | | | |
| | 85 | | | | | | | | | | |
| | 83 | | | | | | | | | | |

Die folgende Versuchsreihe ward mit abgekochtem und filtriertem Leitungswasser ausgeführt.

**Versuchsobjekt: Hydrilla.**

| In frischem Leitungswasser | In abgekochtem Leitgsw., d. 6 Tge. an Luft stand u. m. $CO_2$ versehen | In 0,3%iger $KHCO_3$-Lösung | In 0,5%iger $KHCO_3$-Lösung | In 0,8%iger $KHCO_3$-Lösung | In 1%iger $KHCO_3$-Lösung | In 1,2%iger $KHCO_3$-Lösung | In 1,4%iger $KHCO_3$-Lösung | In 1,7%iger $KHCO_3$-Lösung | In 2%iger $KHCO_3$-Lösung | In 2,3%iger $KHCO_3$-Lösung | In 2,6%iger $KHCO_3$-Lösung |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 192 | 0 | 140 | 168 | 193 | 195 | 194 | 176 | 178 | 184 | 170 | 158 |
| 190 | 0 | 145 | 169 | 197 | 198 | 192 | 176 | 180 | 183 | 170 | 155 |
| 188 | 0 | 151 | 169 | 195 | 199 | 190 | 177 | 180 | 182 | 168 | 144 |
| 187 | 25 | 152 | 168 | 195 | 202 | 187 | 178 | 180 | 181 | 168 | 141 |
| 187 | 30 | 152 | 172 | 196 | 204 | 186 | 178 | 181 | 182 | 168 | 139 |
| 186 | 51 | 153 | 175 | 197 | 205 | 186 | 178 | 181 | 182 | 168 | |
| 186 | 58 | Nach | 177 | 198 | 205 | 187 | 178 | 181 | 180 | | |
| 186 | 62 | 10 Min. | 177 | 198 | 206 | 187 | | 181 | 180 | | |
| | 64 | 160 | 176 | 197 | 206 | | | | 180 | | |
| | 65 | 160 | | 199 | 206 | | | | | | |
| | 66 | 160 | | | 206 | | | | | | |
| | 65 | | | | | | | | | | |
| | 68 | | | | | | | | | | |
| | 68 | | | | | | | | | | |
| | 70 | | | | | | | | | | |
| | 70 | | | | | | | | | | |
| | 70 | | | | | | | | | | |

daraus zu ersehen, daß die $CO_2$-Zerlegung in engem Zusammenhange mit der Konzentration der Bikarbonate steht.

Die Untersuchungen wurden in der Weise angestellt, daß die Pflanzen in destilliertes Wasser gebracht wurden, das mit Luft gesättigt war, dann ward dem Wasser Bikarbonat zugesetzt und die Konzentration allmählich gesteigert. Um eine Vergleichung der verschiedenen Beobachtungen zu ermöglichen, benutzte ich in einer Versuchsreihe stets dieselbe Pflanze, ohne innerhalb der Reihe die Schnittfläche zu ändern. Ich gebe in den Tabellen auf Seite 93 eine Anzahl der Beobachtungen wieder. Es wurde eine erheblich größere Zahl von Versuchen angestellt, deren Ergebnisse mit den mitgeteilten gut übereinstimmen.

Ähnlich, aber nicht ganz so günstig wie Kaliumbikarbonat wirkte das entsprechende Natriumsalz.

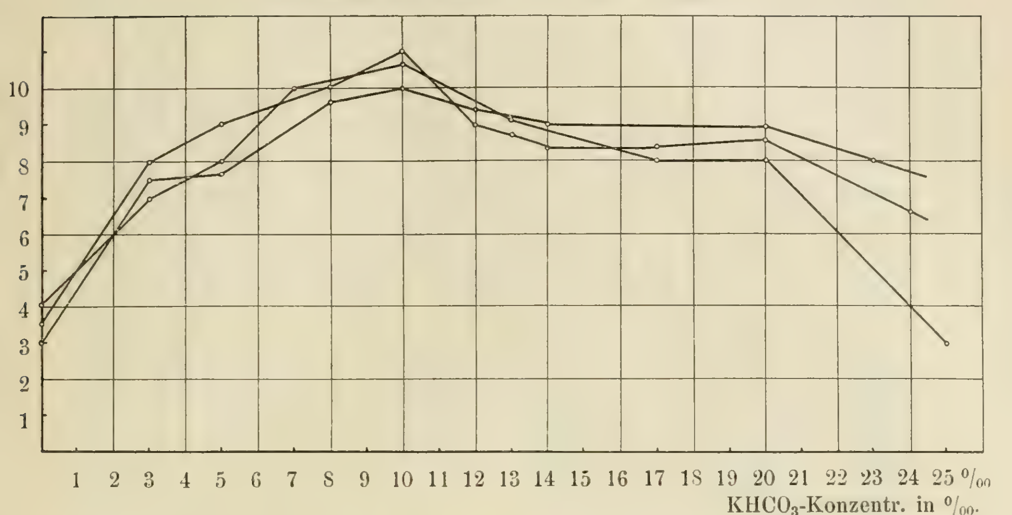
### Versuche mit $NaHCO_3$.

Die angegebenen Konzentrationen 0,3 % . . . bedeuten, daß die betreffende Lösung einer solchen von 0,3 % . . . $KHCO_3$ (Molekulargewicht 100) isosmotisch war.

Versuchspflanze: *Elodea*.

| In frischem Leitungswasser | In dest. Wasser, das 3 Tge. stand u. kurz vorher m. $CO_2$ beschickt | In 0,3 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 0,5 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 0,7 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 0,9 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 1 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 1,3 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 1,6 %iger $NaHCO_3$-Lösung | In 1,9 %iger $NaHCO_3$-Lösung |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 123 | 0 | 97 | 99 | 107 | 116 | 97 | 70 | 49 | 40 |
| 122 | 0 | 97 | 99 | 105 | 117 | 96 | 66 | 49 | 38 |
| 124 | 15 | 95 | 98 | 104 | 117 | 93 | 63 | 49 | 38 |
| 125 | 16 | 94 | 98 | 103 | 115 | 89 | 63 | 48 | 36 |
| 126 | 17 | 93 | 98 | 102 | 115 | 85 | 64 | 47 | 36 |
| 126 | 19 | 92 | 98 | 102 | 116 | 82 | 63 | 47 | 36 |
| 125 | 21 | 92 | 98 | 102 | 116 | 81 | 63 | 46 | 36 |
| | 21 | 91 | 98 | | | 81 | 62 | 46 | 36 |
| | 23 | 91 | 98 | | | 80 | 62 | 45 | 34 |
| | 24 | 91 | 98 | | | 80 | | 45 | 34 |
| | 25 | 92 | 99 | | | 78 | | 44 | |
| | 25 | 91 | | | | 78 | | 44 | |
| | 25 | | | | | | | 44 | |
| | 26 | | | | | | | | |

Trägt man die Konzentrationen der Lösungen als Abscissen, die Sauerstoffausscheidung als Ordinaten auf, so erhält man folgende graphische Darstellung der $CO_2$-Zerlegung in Bikarbonatlösungen. Die Kurven geben drei aus den gemachten Beobachtungen beliebig herausgegriffene Versuchsreihen wieder. Die andern Ergebnisse stimmen mit diesen gut überein.




Eine Vergleichung der Beobachtungen zeigt, daß die $CO_2$-Zerlegung, die in dem mit Luft gesättigten, aber bikarbonatfreiem Wasser nur sehr gering war, sofort durch einen kleinen Zusatz von $KHCO_3$ oder $NaHCO_3$ vergrößert ward. Wie man sieht, steigt die Sauerstoffausscheidung mit dem Gehalt an Bikarbonat. Bei einem Zusatz von 0,7% bis 0,8% $KHCO_3$ produzierte die Versuchspflanze ungefähr dieselbe Zahl von Sauerstoffblasen, wie im frischen Leitungswasser. Die Ausscheidung konnte noch gesteigert werden und erreichte ein Maximum bei einem Bikarbonatgehalt von 1% bis 1,1%. Bei höherer Konzentration ging die $CO_2$-Zerlegung zurück, jedoch langsamer als sie bis zum Maximum anstieg. Sie blieb auf einem ziemlich konstanten niederen Niveau bei einem Gehalt von 2,5% bis 6%.

Um festzustellen, ob die Ursache des Rückganges der Sauerstoffabgabe in der Erhöhung des osmotischen Druckes zu suchen ist, brachte ich die Pflanzen in eine Lösung von 0,5% $KHCO_3$, dieser setzte ich $KNO_3$ und $NaNO_3$ in steigendem Maße zu. Der Zusatz wurde so abgemessen, daß die Lösungen mit denen der Bikarbonate in den früheren Versuchsreihen isosmotisch waren. Die Erhöhung des osmotischen Druckes bewirkte zunächst keine Änderung in der $CO_2$-Zerlegung. Sobald aber der Druck den einer 1%igen Lösung $KHCO_3$ überschritt, ging die Zahl der Sauerstoffblasen zurück. Dasselbe Resultat ergab sich bei Anwendung von Natriumbikarbonat und Zusatz von Salpeter. Da die zugegebenen Salze für die Assimilation indifferent sind, sie also lediglich den osmotischen Druck erhöhen, so geht daraus hervor, daß der Rückgang der $CO_2$-Zerlegung in den Bikarbonatlösungen von höherer Konzentration als 1% $KHCO_3$ auf

schädigende Wirkung des zu hohen osmotischen Druckes zurückzuführen ist.

Vergleicht man die Sauerstoffabgabe in äquivalenten Lösungen von $KHCO_3$ und $NaHCO_3$, so zeigt sich derselbe Verlauf der $CO_2$-Zerlegung, jedoch produzieren dieselben Objekte in den isosmotischen Lösungen von $NaHCO_3$ etwas weniger Blasen als in $KHCO_3$. Letzteres scheint demnach, wie schon aus dem Vergleich mit Leitungswasser hervorging, etwas günstiger für die Kohlensäurezerlegung zu sein. Das zeigt die folgende Versuchsreihe, bei der dasselbe Objekt einmal in einer Lösung von $KHCO_3$ sich befand, sodann in einer isosmotischen $NaHCO_3$-Lösung.

| 0,3% $KHCO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ | 0,6% $KHCO_3$ | isosmot. $NaHCO_3$ | 1% $KHCO_3$ | isosmot. $NaHCO_3$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 74 | 65 | 110 | 88 | 142 | 135 |
| 85 | 70 | 112 | 86 | 143 | 134 |
| 87 | 71 | 115 | 88 | 146 | 132 |
| 87 | 71 | 117 | 90 | 150 | 130 |
| 86 | 71 | 118 | 90 | 151 | 128 |
| 87 | 70 | 118 | 91 | 150 | 130 |
| 87 | 71 | 118 | 91 | 151 | 132 |
| 87 | 72 | 118 | 91 | 152 | 131 |
| 86 | 72 | | 92 | 150 | 131 |
| 86 | 71 | | 92 | 151 | 132 |
| 86 | | | | 150 | |

Vergleicht man die Versuche mit den Bikarbonatlösungen und die mit bikarbonatfreiem Wasser, so scheint mir aus ihnen als ein nicht unwichtiges Ergebnis hervorzugehen, daß die Bikarbonate für die Assimilation eine größere Bedeutung haben, als bisher angenommen wurde. Die Versuche machen es wahrscheinlich, daß die Wasserpflanzen nicht nur gelegentlich ihre Fähigkeit, die Kohlensäure gelöster Bikarbonate zu zerlegen, ausnutzen, sondern daß sie da, wo solche vorhanden sind, einen wesentlichen Vorzug gegenüber anderen in bikarbonatfreiem Wasser genießen werden. Im Vergleich zu der frei gelösten Kohlensäure liefern gerade die Bikarbonate den Hauptteil des assimilierten Kohlendioxyds. Dafür spricht die geringe $CO_2$-Zerlegung in bikarbonatfreiem Wasser und die sofortige Steigerung mit wachsendem Bikarbonatgehalt. Daß diese Steigerung der Blasenzahl nicht darauf beruht, daß etwa aus der durch Bikarbonat-Zusatz an $CO_2$ übersättigten Lösung nur die Kohlensäure durch Kontakt an der Pflanze (also durch rein physikalische Wirkung)[1]) schneller frei wird,

[1]) Devaux (Ann. scienc. nat. Ser. VII, Bd. IX, 1889) fand, daß auch im Dunkeln ein schwacher Blasenstrom aus der Schnittfläche austrat, und die Pflanze

geht daraus hervor, daß die Gasabscheidung nicht mit steigender Konzentration beständig wächst, sondern bei Überschreitung einer Konzentration von 1% sofort ein Rückgang der Blasenzahl eintritt. Außerdem müßten sich dann auch an der äußeren Oberfläche der Pflanze Blasen bilden, was nicht der Fall war.

Es ergibt sich nun die Frage, ob dieser Effekt der durch den Bikarbonatzusatz bewirkten Steigerung der $CO_2$-Tension zuzuschreiben ist, oder ob die Kohlensäure den Pflanzen vielleicht so in einer Form geboten wird, die ihnen eine Sauerstoffabspaltung erleichtert. Die Pflanzen könnten z. B. die Bikarbonate in der Ionenform (K u. $HCO_3$) aufnehmen und ihnen die Kohlensäure unter Bildung von Karbonaten entziehen. Diese Frage zu entscheiden ist nicht leicht. Folgender Versuch bot einen Anhalt. Ich stellte destilliertes Wasser, Leitungswasser, eine Bikarbonatlösung und eine Karbonatlösung, letztere beide in destilliertem Wasser, in flachen Gefäßen auf und ließ sie 14 Tage lang stehen, damit sie sich mit der Luft in Gleichgewicht setzen konnten. Nachdem dies geschehen war, prüfte ich die $O_2$-Abscheidung desselben Objektes bei gleicher Belichtung in den verschiedenen Flüssigkeiten. Dabei ergab sich folgendes Resultat:

| im Leitungswasser | im dest. Wasser | in der $K_2CO_3$-Lösung | in der $KHCO_3$-Lösung |
|---|---|---|---|
| 143 | 36 | 41 | 64 |
| 145 | 38 | 46 | 66 |
| 154 | 41 | 51 | 67 |
| 163 | 40 | 54 | 68 |
| 166 | 42 | 58 | 69 |
| 165 | 42 | 60 | 71 |
| 166 | 43 | 65 | 72 |
| 167 | 44 | 66 | 73 |
| 167 | 44 | 67 | 73 |
| 166 | 44 | 69 | |

Vergleicht man diese vier Versuche, so scheinen die Ergebnisse den früheren Beobachtungen zu widersprechen, da die $O_2$-Ausscheidung in der Bikarbonatlösung nur wenig besser ist als im destillierten Wasser; doch ist der Widerspruch nur scheinbar. Während der langen Zeit, in der die Lösung an der Luft stand, stellte sich ein Gleichgewichtszustand zwischen Lösung und Luft her. Dabei gab das

äußerlich mit Luftblasen bedeckt wurde, wenn er das Wasser erwärmte und so eine Übersättigung des Wassers an Gasen eintrat. Er bekam also einen Blasenstrom, der rein physikalisch verursacht war und mit Assimilation nichts zu tun hatte.

Bikarbonat Kohlensäure an die Luft ab, es bildete sich einfaches Karbonat. Dieser Prozeß geht so lange vor sich, bis das Bikarbonat, das Karbonat und die Luftkohlensäure in einem bestimmten Verhältnis, dem Gleichgewichtszustande, stehen. Wir haben also jetzt gar keine reine Bikarbonatlösung mehr; eine Prüfung mit Lakmuspapier zeigte eine stark alkalische Reaktion. Die einfachen Karbonate drücken aber die $CO_2$-Zerlegung stark herab, und so ergab sich die verminderte $O_2$-Abscheidung. In der Karbonatlösung war der Vorgang umgekehrt, diese gab nicht Kohlensäure ab, sondern nahm welche aus der Luft auf, es bildete sich Bikarbonat, bis ebenfalls das Gleichgewicht erreicht war; beide Lösungen hatten daher die gleiche Zusammensetzung und übten die gleiche Wirkung aus. Dieser Effekt zeigt, daß die Zeit genügt hatte, die $CO_2$-Tension der Flüssigkeiten mit der der Luft auszugleichen. Man kann wohl annehmen, daß das Leitungswasser und das destillierte Wasser gleichen Kohlensäuredruck haben. Trotzdem zeigt sich ein großer Unterschied in der $CO_2$-Zerlegung. Diese Tatsache bestätigt das früher Gesagte; denn der Unterschied der beiden Flüssigkeiten liegt darin, daß das destillierte Wasser frei von Bikarbonat ist, während das Leitungswasser eine Calciumbikarbonatlösung darstellt. Gegenüber der $KHCO_3$-Lösung unterscheidet sich letztere aber insofern, als das im Leitungswasser gebildete Monokarbonat ausfällt, so daß die herabdrückende Wirkung der Karbonate und auch die basische Reaktion hier wegfällt. Wenn also bei gleicher $CO_2$-Tension die $O_2$-Abscheidung im Leitungswasser so viel stärker ist als im destillierten, so kann dies nur daran liegen, daß die Pflanzen die Bikarbonate direkt verwenden, also von der Tension der Kohlensäure erst in zweiter Linie abhängig sind. Daß sie von dem Kohlensäuredruck nicht völlig unabhängig sind, wurde oben gezeigt (S. 91), und dies geht auch aus den späteren Versuchen mit Karbonat- und Bikarbonatgemischen hervor. Bevor ich aber hierauf eingehe, möchte ich noch einiges über meine Versuche mit Calciumbikarbonat ausführen. Gerade dieses ist in der Natur von großer Bedeutung, da alle Gewässer mehr oder weniger davon gelöst enthalten.

Eine Schwierigkeit lag zunächst in der Herstellung einer derartigen Lösung; das mir zur Verfügung stehende Calciumkarbonat löste sich trotz Einleitens von Kohlensäure nur sehr schlecht, vermutlich, weil es zu alt und daher grob kristallinisch war. Ich benutzte daher frisch gefälltes, das ich in der Weise gewann, daß ich in 2 l destilliertem Wasser 1,11 g $CaCl_2$ löste und 1,38 g $K_2CO_3$ hinzugab. In die so erhaltene Aufschwemmung von feinkörnigem $CaCO_3$ leitete ich mehrere Stunden lang Kohlensäure. Dadurch bildete sich eine konzentrierte Lösung von Calciumbikarbonat, die dann abfiltriert und zu Versuchen benutzt ward, nachdem sie noch etwa

½ Stunde gestanden hatte. Ich beobachtete nun die $O_2$-Abgabe der Pflanzen in Leitungswasser, in der konzentrierten Calciumbikarbonatlösung und in verdünnten Lösungen. Es schied die *Hydrilla*-Pflanze pro Minute folgende Anzahl Sauerstoffblasen aus:

| Leitungswasser | konzentr. Lösung | a. d. Hälfte verdünnte Lösung | Leitungswasser | konzentr. Lösung | a. d. Hälfte verdünnte Lösung |
|---|---|---|---|---|---|
| 110 | 203 | 140 | 42 | 84 | 52 |
| 112 | 208 | 138 | 42 | 82 | 52 |
| 115 | 205 | 135 | 43 | 83 | 53 |
| 115 | 206 | 134 | 43 | 81 | 53 |
| 116 | 206 | 133 | 43 | 80 | 52 |
| 117 | 205 | 133 | 42 | 80 | 52 |
| 117 | 204 | 133 | 42 | 80 | 52 |
| 117 | 204 | | | | |

Die Versuche bestätigen wieder, daß die $CO_2$-Zerlegung vom Gehalt des Wassers an Bikarbonat abhängig ist. Da in der konzentrierten Lösung noch mehr Calciumbikarbonat war als im Leitungswasser, so war in ihr die $O_2$-Abgabe um so viel höher. Man könnte einwenden, daß durch das Einleiten von $CO_2$ in das Wasser dieses übersättigt war, und der erhöhte Kohlensäuredruck die Ursache der stärkeren $CO_2$-Zerlegung war. Doch ist wohl anzunehmen, daß die im Überschuß aufgenommene Kohlensäure während des Filtrierens größtenteils wieder abgegeben worden war. Um aber die Berechtigung dieses Einwandes zu prüfen, leitete ich bei einem weiteren Versuche $CO_2$ gleichzeitig durch das Leitungswasser und durch die Lösung. Es ergab sich, daß die Pflanze in der konzentrierten $Ca(HCO_3)_2$-Lösung immer noch mehr Sauerstoff abschied, als in dem mit $CO_2$ gesättigten Leitungswasser. Der Gehalt an Bikarbonat war also wieder ausschlaggebend.

Die künstlich hergestellte Mischung enthielt mehr Calciumbikarbonat als das Leitungswasser; im Vergleich mit den übrigen Lösungen stellte sie die beste von allen geprüften dar. Wäre die Kohlensäure unter erhöhtem Druck eingepreßt und so eine noch größere Menge Calciumkarbonat gelöst worden, so wäre wohl eine weitere Steigerung eingetreten.

### Die $CO_2$-Zerlegung in Gemischen von Karbonat und Bikarbonat.

Die bisherigen Versuche ergaben, daß die Wasserpflanzen einen großen Teil der Kohlensäure den im Wasser gelösten Bikarbonaten entziehen, und daß die Assimilation bei konstanter Beleuchtung in

gewissen Grenzen dem Gehalt an Bikarbonat proportional ist. Die Verhältnisse komplizieren sich aber, wenn die Pflanzen, wie in der Natur, beständig in einer solchen Lösung sind; denn durch den Assimilationsprozeß wird ein Teil der Bikarbonate in einfache Karbonate übergeführt, so daß die Pflanzen in einem Karbonat-Bikarbonatgemisch assimilieren müssen. Im Flußwasser ist der Karbonatgehalt freilich gering, da sich das hier auftretende Calciumkarbonat nicht als solches löst, sondern nur in doppelter Bindung als Bikarbonat. Anders aber ist es im Meerwasser, in dem die verschiedensten Basen in erheblicher Menge vorhanden sind. Dieser Überschuß ist an Kohlensäure gebunden. „Dittmars[1]) Analysen der Wasserproben, die der Challenger in allen Teilen der Welt gesammelt hatte, zeigten, daß die Kohlensäuremenge stets größer war, als der Bindung der Basen in Form einfacher Karbonate entsprochen hätte und kleiner, als es die doppelte Bindung erfordern würde. Nur in wenigen Ausnahmefällen fand er den Kohlensäuregehält so groß, daß ein Überschuß an freier Kohlensäure vorhanden war.“ Ähnliche Verhältnisse haben sich auch für größere Süßwasserseen ergeben. Auch hier ist die Kohlensäure teils zu Karbonaten, teils zu Bikarbonaten gebunden[2]). Erstere sind natürlich nicht solche des Ca und Mg, da sich diese nicht lösen, sondern Alkali- und Ammoniumkarbonate.

Es taucht nun sofort die Frage auf, wie verhalten sich die Wasserpflanzen gegenüber den Karbonaten? Ist es ihnen möglich, die in einfacher Bindung gebotene Kohlensäure auszunutzen? Es hat sich ergeben, daß sie dazu nicht imstande sind. Bei einer oberflächlichen Prüfung könnte man allerdings zu einem entgegengesetzten Resultate kommen. Es zeigt sich nämlich, daß die Pflanzen in reinen Karbonatlösungen sehr wohl Sauerstoff abscheiden, obwohl dem Wasser jede freie Kohlensäure entzogen ist. Es könnte also scheinen, als deckten die Pflanzen, da ihnen eine andere Quelle nicht zugänglich ist, ihren Kohlensäurebedarf aus dem in den Karbonaten gebundenen Vorrat. Doch die Verhältnisse liegen hier anders. Ich machte bei anderer Gelegenheit, als ich mich mit der Frage der Diffusion des Sauerstoffes in den submersen Wasserpflanzen beschäftigte, die Beobachtung, daß Pflanzen in abgekochtem, destillierten Wasser, dem alle Kohlensäure und Sauerstoff entzogen war, noch kräftig $O_2$ abschieden. Die Erklärung, daß es sich um Assimilation der in der Interzellularluft zurückgebliebenen Kohlensäure handelte, erschien mir nicht stichhaltig, da im Vergleich zu der lange anhaltenden, relativ kräftigen Sauerstoff-

---

[1]) Nach Nathansohns Angaben, Berichte d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., 1907, Bd. 59, S. 212.

[2]) Forel, Le Léman II, S. 165.

abgabe, die in den Interzellularen zurückgebliebene Luftmenge zu gering war. Ich nahm an, daß die Kohlensäure einer starken intramolekularen Atmung entstamme. Kürzlich kam mir die oben erwähnte Arbeit von Nathansohn zu Gesicht. Hierin gibt er ebenfalls die Beobachtung an, daß die Pflanzen imstande waren, ohne äußere Kohlensäurezufuhr $O_2$ abzuspalten. Er untersuchte die Verhältnisse genauer und fand, daß die Pflanzen diese Fähigkeit längere Zeit behalten, in einzelnen Fällen bis zu 48 Stunden. Danach waren sie nicht mehr imstande, ohne äußere $CO_2$-Zufuhr Sauerstoff abzugeben. Leitete man aber im Dunkeln Kohlensäure in das Wasser, in dem sich die erschöpften Pflanzen befanden, und brachte diese nach einiger Zeit in kohlensäurefreies Wasser, so waren sie wieder fähig, im Lichte Sauerstoff abzuscheiden. Somit scheint es, daß die Wasserpflanzen die Fähigkeit haben, die Kohlensäure in größeren Mengen in irgend einer (komplexen) Form als Reserve zu speichern. Es ist also für die Versuche wichtig, die Pflanzen vor dem Einbringen in die Versuchslösung ihren Vorrat an gespeicherter Kohlensäure verbrauchen zu lassen. Zu diesem Zwecke wurden sie etwa 24 Stunden lang in kohlensäure- und sauerstoffreiem Wasser dem Lichte ausgesetzt und dann erst zu Versuchen benutzt. Verfuhr ich in dieser Weise, so war eine Sauerstoffabscheidung in reinen Karbonatlösungen nicht nachzuweisen. Die einfach gebundene Kohlensäure kann also nicht für die Assimilation verwertet werden. Im Gegenteil wird, wie die folgenden Versuchsreihen zeigen, die $CO_2$-Zerlegung durch Zusatz von Karbonaten zu Bikarbonatlösungen stark herabgedrückt.

**Zusatz von Kaliumkarbonat zu einer Kaliumbikarbonatlösung.**
Versuchspflanze: *Hydrilla*. Blasenzahl pro Minute.

| 0,7% $KHCO_3$ | 0,7% $KHCO_3$ + 0,1% $K_2CO_3$ | 0,7% $KHCO_3$ + 0,2% $K_2CO_3$ | 0,7% $KHCO_3$ + 0,3% $K_2CO_3$ | 0,7% $KHCO_3$ + 0,4% $K_2CO_3$ | 0,7% $KHCO_3$ + 0,8% $K_2CO_3$ |
|---|---|---|---|---|---|
| 225 | 180 | 143 | 33 | 15 | 20 |
| 220 | 192 | 141 | 30 | 16 | 20 |
| 223 | 195 | 142 | 29 | 18 | 19 |
| 225 | 201 | 140 | 28 | 20 | 19 |
| 227 | 202 | 140 | 27 | 21 | 19 |
| 224 | 200 | 140 | 25 | 21 | 18 |
| 223 | 202 | 136 | 24 | 21 | 18 |
| 220 | 201 | 134 | 24 | 20 | 18 |
| 218 | 199 | 130 | 24 | 20 | 18 |
|  | 200 | 130 | 23 |  | 18 |
|  | 201 | 130 | 22 |  |  |
|  |  |  | 22 |  |  |

**Zusatz von Natriumkarbonat zu einer Natriumbikarbonatlösung.**

Die angegebenen Konzentrationen 0,3 . . . % $NaHCO_3$ bedeuten, daß diese Lösung einer solchen von 0,3 . . . % $KHCO_3$ isosmotisch war.

| 0,3% $NaHCO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ +0,05% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ + 0,1% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ +0,15% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ + 0,2% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ +0,25% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ + 0,3% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ + 0,4% $Na_2CO_3$ | 0,3% $NaHCO_3$ + 0,5% $Na_2CO_3$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 105 | 71 | 35 | 26 | 18 | 13 | 5 | 3 | 2 |
| 106 | 67 | 37 | 28 | 19 | 14 | 5 | 3 | 2 |
| 106 | 65 | 38 | 31 | 19 | 14 | 4 | 2 | 2 |
| 105 | 65 | 40 | 31 | 20 | 13 | 4 | 2 | 2 |
| 104 | 65 | 41 | 29 | 20 | 14 | 4 | 2 | 2 |
| 103 | 66 | 43 | 28 | 19 | 13 | 4 | 2 | 2 |
| 100 | 66 | 44 | 29 | 19 | 13 | 4 | | 2 |
| 100 | 66 | 45 | 30 | 19 | | | | 2 |
| 100 | 66 | 46 | 30 | | | | | |
| | 66 | 47 | | | | | | |
| | | 47 | | | | | | |
| | | 47 | | | | | | |
| | | 48 | | | | | | |

In der folgenden Versuchsreihe mit $KHCO_3 + K_2CO_3$ wurde das destillierte Wasser vorher ausgekocht und danach mit kohlensäurefreier Luft versehen, außerdem ward eine geringere Konzentration gewählt, um die bei Überschreitung einer Gesamtkonzentration von 1% sich bemerkbar machenden osmotischen Wirkungen zu vermeiden.

| 0,1% $KHCO_3$ | 0,1% $KHCO_3$ + 0,02% $K_2CO_3$ | 0,1% $KHCO_3$ + 0,05% $K_2CO_3$ | 0,1% $KHCO_3$ +0,075% $K_2CO_3$ | 0,1% $KHCO_3$ + 0,1% $K_2CO_3$ | 0,1% $KHCO_3$ +0,125% $K_2CO_3$ | 0,1% $KHCO_3$ + 0,15% $K_2CO_3$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 155 | 80 | 42 | 25 | 12 | 8 | 4 |
| 152 | 83 | 42 | 24 | 12 | 7 | 3 |
| 154 | 85 | 41 | 25 | 12 | 7 | 3 |
| 155 | 85 | 43 | 25 | 11 | 7 | 3 |
| 156 | 84 | 43 | 25 | 11 | 6 | 4 |
| 155 | 82 | 43 | 26 | 10 | 6 | 4 |
| 154 | | | 25 | 10 | 7 | 3 |
| 155 | | | 25 | 10 | 6 | 3 |
| | | | | 10 | 6 | 3 |
| | | | | | 6 | |

Es zeigt sich dasselbe Resultat. Worin kann nun der Grund des Herabdrückens der Assimilation in Bikarbonatlösungen durch Zusatz

von Karbonaten liegen? Der Umstand, daß die Karbonate nicht für die Assimilation verwertbar sind, kommt offenbar nicht in Betracht. Nicht ohne Einfluß ist wohl die Basizität der Karbonate, doch spielen noch andere Momente eine große Rolle. Es ist daher notwendig, auf die chemisch-physikalischen Verhältnisse in Bikarbonat- und Karbonatgemischen einzugehen.

Solche Gemische streben einem Gleichgewichtszustande zu, der sich allmählich zwischen den Produkten der Hydrolyse einstellt. Mac Coy[1]) hat die Gleichgewichte zwischen Natriumbikarbonat und Natriumkarbonat eingehend untersucht. Er fand im Gleichgewichtszustand bei einer $\frac{n}{10}$ $NaHCO_3$-Lösung 40,8% $NaHCO_3$ bei dem gewöhnlichen $CO_2$-Gehalt der Atmosphäre. Das Gleichgewicht ist abhängig vom Druck der über dem Wasser befindlichen Kohlensäure, ferner von der Konzentration. Eine Vermehrung der letzteren bewirkt eine Verschiebung zugunsten des neutralen Karbonats. Ist also ein Überschuß an Karbonaten vorhanden, so wird im Wasser gelöste freie Kohlensäure so lange zur Überführung der Karbonate in Bikarbonate verbraucht und aus der Luft aufgenommen, bis Gleichgewicht herrscht. Bei einem Überschuß an Bikarbonaten geben umgekehrt diese so lange Kohlensäure ab, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist. Je nach der Entfernung von diesem Zustande nach der Seite der Karbonate oder Bikarbonate hin, hat das Wasser einen bestimmten positiven oder negativen Kohlensäuredruck gegenüber der Luft. Hiernach wird es also verständlich, warum bei einem Zusatz von Karbonat die $CO_2$-Zerlegung zurückgehen mußte.

Ich habe versucht, auch experimentell zu zeigen, wie ein Zusatz von Karbonat zu einer Bikarbonatlösung den Kohlensäuredruck herabsetzt, daß die Kohlensäure immer schwerer abgegeben wird, je weiter die Mischung vom Gleichgewichtszustande entfernt ist. Ich brachte in eine Pettenkoferröhre 100 ccm einer 1%igen $KHCO_3$-Lösung. Vor diese Röhre schaltete ich mehrere U-Rohre mit Bimstein und Kalilauge zur Absorption der Luftkohlensäure. Hinter der Pettenkoferröhre befanden sich mehrere Trockenröhren mit Chlorcalcium, um mitgerissene Feuchtigkeit zurückzuhalten; dann folgte ein Geißlerscher Kaliapparat, der die aus der Bikarbonatlösung abgegebene Kohlensäure absorbierte, ein daran befindliches Trockenrohr hielt etwa mitgenommenen Wasserdampf zurück. Durch das Ganze ward mit Hilfe einer Saugflasche ein Luftstrom geleitet. Die von der Bikarbonatlösung abgegebene Kohlensäure ward dabei vom Kaliapparat absorbiert und konnte an der Gewichtszunahme des letzteren gemessen werden.

---

[1]) Abeggs Handbuch d. anorg. Chemie II, 1, S. 303.

Die 100 ccm 1%ige $KHCO_3$-Lösung gaben beim langsamen Durchleiten von 2,5 l kohlensäurefreier Luft 0,0265 g $CO_2$ ab. Eine gleiche Lösung, die aber einen Zusatz von 1% $K_2CO_3$ erhielt, gab unter denselben Umständen nur 0,0162 g $CO_2$ ab. Den Versuch änderte ich ferner in der Weise ab, daß ich statt des Kaliapparates eine Waschflasche mit Barytwasser einschaltete und mittels einer Luftpumpe 15 Minuten lang Luft durch die 100 ccm 1%iger $KHCO_3$-Lösung saugte. In dem Barytwasser trat sofort eine starke Trübung ein. Der Niederschlag ward nach dem Trocknen gewogen und betrug 0,0550 g. Dasselbe Verfahren wandte ich dann bei einer gleichen Menge $KHCO_3$-Lösung derselben Konzentration an, der eine äquivalente Menge $K_2CO_3$ zugesetzt war. Die kohlensäurefreie Luft ward mit gleicher Geschwindigkeit durchgesaugt. Die Trübung war diesmal viel geringer, und das Gewicht des Niederschlags betrug nur 0,0253 g. Bei den beschriebenen Versuchen ward $CO_2$-freie Luft durch die Lösung geleitet. Die Verhältnisse sind also etwas anders, als beim Stehen an der Luft, wo eine $CO_2$-haltige Atmosphäre über dem Wasser ist. Der Unterschied ist aber nur relativ. Das Gleichgewicht wird dadurch verschoben, auch gibt die Lösung an völlig $CO_2$-freie Luft immer Spuren von $CO_2$ ab, während die Abgabe von Kohlensäure an gewöhnliche $CO_2$-haltige Luft aufhören wird, wenn Luft und Wasser gleichen Kohlensäuredruck haben. Das aber, was der Versuch zeigen sollte, die Abnahme des Kohlensäuredruckes mit der Zunahme der Karbonate, geht klar daraus hervor.

Was folgt nun aus diesen Versuchen für die Kohlensäureversorgung der Wasserpflanzen? Wir sahen, daß die Pflanzen die Bikarbonate direkt im Assimilationsprozeß verwerten und daß die $CO_2$-Zerlegung vom Gehalt des Wassers an Bikarbonat abhängig ist. Daß aber noch ein zweiter Faktor mitspricht, zeigen die letzten Versuche. Auch die $CO_2$-Tension des Wassers ist von Bedeutung, was daraus hervorgeht, daß die $O_2$-Abgabe herabgesetzt wird, wenn durch einen Zusatz von Karbonat der Kohlensäuredruck des Wassers vermindert wird. Bei Lösungen von gleichem Bikarbonatgehalte steigt also die Assimilation mit dem Kohlensäuredruck, und bei Lösungen gleicher $CO_2$-Tension steigt sie mit dem Gehalte an Bikarbonat.

Die Bedeutung der Bikarbonate und die Richtigkeit meiner Behauptung, daß die Wasserpflanzen die Bikarbonate direkt verwenden und erst in zweiter Linie von der $CO_2$-Tension abhängen, geht auch daraus hervor, daß, wie die Versuche mit den Gemischen ergeben, die Pflanzen imstande sind, das Gleichgewicht zwischen Bikarbonat und Karbonat zu verschieben. Meine Versuche zeigen, daß sie noch in Lösungen von einem Teil Bikarbonat und zwei Teilen Karbonat

Sauerstoffblasen ausscheiden. Das ist von großer Bedeutung, da im Meere, wie auch in großen Binnenseen, oft überhaupt keine freie Kohlensäure gelöst ist.

## II. Die Diffusion des bei der Kohlensäureassimilation abgespaltenen Sauerstoffes.

Während im ersten Teile dieser Arbeit Untersuchungen über die Gewinnung des Kohlenstoffes aus den Bikarbonaten durch Abspaltung von Sauerstoff angestellt wurden, folgen im zweiten Teile Untersuchungen über den Verbleib des abgespaltenen Sauerstoffes. Die Untersuchungen hierüber liegen zeitlich vor denen des ersten Teiles der Arbeit. Sie verdanken ihre Entstehung einer Beobachtung und Anregung des Herrn Prof. Noll. Bei dem bekannten Versuch zur Demonstration der Assimilation der Wasserpflanzen zeigte sich, daß der aus der Schnittfläche des Stengels austretende Blasenstrom des freiwerdenden Sauerstoffes plötzlich unterbrochen wurde, sobald ein größerer Teil der Pflanze aus dem Wasser herausragte. Da bei diesem Versuche ein Teil der Pflanze im Wasser war und unter normalen Bedingungen assimilieren konnte, so wäre zu erwarten gewesen, daß wenigstens dieser Teil einen, wenn auch verminderten, Sauerstoffstrom aus der Schnittfläche austreten ließe. Es fragt sich, wie diese Erscheinung zustande kommt. Von einer genaueren Untersuchung darf man einigen Aufschluß über die Diffusionsverhältnisse erwarten, der für das Verständnis des Gaswechsels submerser Wasserpflanzen, sowie solcher, die sich teilweise in Wasser, teilweise in Luft befinden, von Bedeutung wäre.

### Die Ausscheidung von Sauerstoffblasen bei Wasserpflanzen, die teilweise in Luft sind.

#### Methode der Untersuchung.

Als Versuchsobjekte dienten: *Elodea canadensis* u. *E. densa*, *Potamogeton decipiens*, *Ceratophyllum submersum*.

Die abgeschnittenen Sprosse wurden mit der Schnittfläche nach unten an einem Glasstabe befestigt. Mit Hilfe eines Statives konnten sie in verschiedene Höhe verschoben werden, so daß sie bald mehr oder weniger tief in einen mit Leitungswasser gefüllten Cylinder eingetaucht werden konnten. Die pro Minute austretenden Blasen wurden gezählt, es ergaben sich dabei folgende Resultate:

**Versuch am 9. 5. 08, Vorm., bewölkt.**

*Elodea,* 18 cm lang.

| ganz eingetaucht | $^3/_4$ in Luft $^1/_4$ einget. | ganz eingetaucht | $^3/_4$ in Luft $^1/_4$ einget. | $^2/_3$ in Luft | $^1/_2$ in Luft | ganz eingetaucht |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 21 | 1 | 24 | 3 | 7 | 10 | 19 |
| 21 | 1 | 22 | 1 | 5 | 9 | 18 |
| 20 | 0 | 20 | 0 | 5 | 8 | 19 |
| 20 | 0 | 19 | 0 | 4 | 7 | 19 |
| 19 | 0 | 19 | 0 | 4 | 7 | 18 |
| 19 | 0 | 18 | 1 | 3 | 6 | 19 |
| | | | 0 | | | |

**Versuch am 26. 5. 08, Vorm.**

*Elodea canadensis.*

| ganz eingetaucht | $^1/_4$ in Luft $^3/_4$ in W. | $^1/_2$ in Luft $^1/_2$ in W. | ganz in Wasser | $^3/_4$ in Luft $^1/_4$ in W. | $^1/_3$ in Luft $^2/_3$ in W. | $^1/_5$ in Luft $^4/_5$ in W. | $^3/_4$ in Luft $^1/_4$ in W. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 201 | 133 | 5 | 212 | 1 | 82 | 87 | 4 |
| 200 | 113 | 5 | 243 | 0 | 81 | 84 | 2 |
| 198 | 124 | 4 | 250 | 0 | 89 | 85 | 0 |
| 200 | 130 | 4 | 251 | 0 | 95 | 86 | 0 |
| 201 | 128 | 4 | 253 | 0 | 94 | 85 | 0 |
| 190 | 129 | 4 | 252 | 0 | 93 | | 0 |

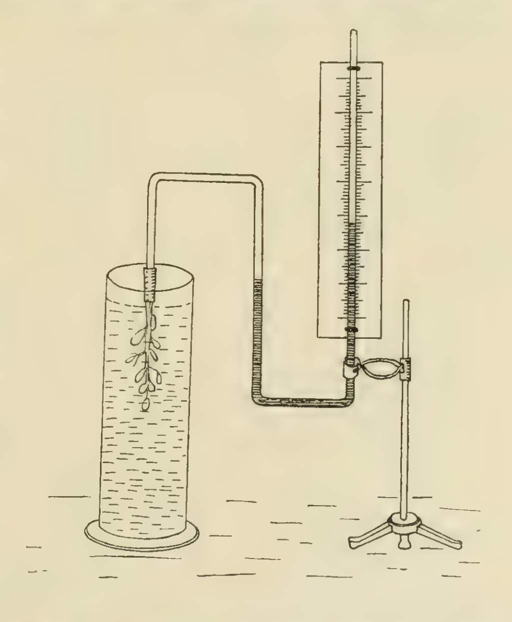
**Versuch am 3. 6. 08.**

*Potamogeton,* Stück mit 8 Blättern.

| alle Blätter in Wasser | 1 Bl. in Luft 7 Bl. in W. | 4 Bl. in Luft 4 Bl. in W. | 7 Bl. in Luft 1 Bl. in W. | alle Blätter in Wasser | 6 Bl. in Luft 2 Bl. in W. |
|---|---|---|---|---|---|
| 104 | 60 | 41 | 10 | 114 | 10 |
| 104 | 60 | 38 | 0 | 110 | 10 |
| 103 | 59 | 36 | 0 | 108 | 10 |
| 104 | 59 | 36 | 0 | 106 | 11 |
| 105 | 58 | 36 | 0 | 106 | 12 |
| 105 | 57 | 35 | | | 12 |

An den Ergebnissen fällt zunächst der rasche Rückgang des Blasenstromes beim Herausheben auf. Man könnte erwarten, daß die Blasenzahl abnehmen würde in dem Maße, wie die Pflanze aus dem Wasser gehoben wird. Tatsächlich sinkt sie aber viel schneller. Während die völlig eingetauchte Pflanze z. B. 200 Blasen in der Minute ausschied, traten nur 5 Blasen aus, als die Hälfte in die Luft ragte. Während sich nach der letzten Tabelle die eingetauchten Stücke verhielten wie 4 : 1, verhielten sich die Zahlen der austretenden Blasen wie 10 : 1. Um eine Erklärung für diese Erscheinung geben zu können, müssen wir auf die physikalischen Verhältnisse näher eingehen.

Die Kohlensäure gelangt in gelöstem Zustande in die Zelle; hier spaltet die Pflanze den Sauerstoff ab. Da dieser sich sehr viel weniger als Kohlensäure im Wasser löst, tritt er gasförmig in die Interzellularen, und so entsteht ein positiver Druck in der Pflanze, der sie zunächst dehnt und dem Wasserdruck das Gleichgewicht hält, bis das Gas an der Wundstelle austritt. Nun ist aber die Epidermis der submersen Wasserpflanzen nicht undurchlässig für den bei der Assimilation entstehenden Sauerstoff; wenn er sich auch nur wenig im Wasser löst, so diffundiert doch ein Teil durch die gesamte Oberfläche der Pflanze. Bei einer angeschnittenen Pflanze wird auf diese Weise wegen des geringen Innendruckes nur wenig entweichen. Anders bei einer intakten Pflanze. Hier herrscht im Innern oft ein relativ hoher Druck. Abweichend von den Angaben Pfeffers[1]), daß die sich bei Wasserpflanzen entwickelnde Gasspannung nicht sehr ansehnlich ist und nur etwa einer Wassersäule von 20 bis 30 cm entspricht, konnte ich feststellen, daß unter Umständen ein ziemlich beträchtlicher Gasdruck in den Wasserpflanzen herrscht. Ich bog eine Glasröhre von 2 mm Durchmesser in doppelte U-Form und setzte in den kurzen nach unten offenen Schenkel eine frisch angeschnittene passende *Elodea densa* ein. Die Verbindungsstelle dichtete ich noch durch ein Stück feinen Kautschukschlauch ab. In dem Glasrohr befand sich Wasser, das durch das bei der $CO_2$-Zerlegung frei gewordene Gas gehoben ward; doch zeigte sich, daß die 1 m lange Steigröhre nicht ausreichte. Ich benutzte daher Quecksilber. Das Steigen desselben konnte an einer Glasskala mittels Lupe abgelesen werden. Ich konnte einen positiven Gasdruck feststellen, der außer dem Atmosphärendruck einer Quecksilbersäule von 9 bis 15 cm Höhe das Gleichgewicht hielt. Das entspricht einer Wassersäule von über 2 m Höhe. Am Abend ging der Druck mit dem abnehmenden Lichte wieder zurück bis auf etwa 3 cm Quecksilber.



---

[1]) Pfeffer, Pflanzenphys., 2. Aufl., Bd. I, S. 186.

Berücksichtigt man diese Tatsache, so kommt man zu folgender Auffassung der Diffusionsverhältnisse bei einer intakten Wasserpflanze. Nach Henrys Gesetz ist die Menge des in einer Flüssigkeit gelösten Gases proportional dem Druck, unter dem die Absorption stattfindet. Mit dem erhöhten Druck im Innern der Pflanze steigt also die Löslichkeit des Sauerstoffes; damit aber wird auch das Diffusionsgefälle zum umgebenden Wasser hin stärker, so daß schließlich der Sauerstoff ebenso schnell durch die Oberfläche diffundiert, wie er im Innern der Zelle abgespalten wird. Bei einer verletzten Pflanze dagegen ist der Gasdruck kaum höher als der Atmosphärendruck, daher diffundiert wegen der geringen Löslichkeit des Sauerstoffes nur wenig durch die Oberfläche.

Für den schnellen Rückgang des Blasenstromes einer teilweise in Luft befindlichen Pflanze können nun zwei Gründe maßgebend sein. Zunächst assimiliert die Pflanze vielleicht weniger, soweit sie sich in

| **Versuch am 16. 5. 08.** *Elodea,* 4/5 in Luft, 1/5 in Wasser. |
|---|
| 4 |
| 0 |
| 0 |
| 0 |
| mit Leitungswasser besprengt |
| 20 |
| 2 |
| 0 |
| 0 |
| 0 |
| mit Leitungswasser stark besprengt |
| 102 |
| 16 |
| 0 |
| 0 |
| mit Leitungswasser besprengt |
| 57 |
| 24 |
| 5 |
| 0 |
| 0 |
| 0 |

| **Versuch am 6. 6. 08.** *Elodea,* 2/3 in Luft. |
|---|
| 62 |
| 60 |
| 58 |
| 54 |
| mit Leitungswasser besprengt |
| 83 |
| 79 |
| 71 |
| 63 |
| mit $O_2$-freiem Wasser besprengt |
| 32 |
| 0 |
| 0 |
| mit Leitungswasser besprengt |
| 65 |
| 53 |
| 51 |
| $CO_2$-freies Wasser |
| 72 |
| 68 |
| 65 |
| 61 |
| $O_2$-freies Wasser |
| 24 |
| 0 |
| 0 |
| 0 |

| **Versuch am 3. 6. 08.** *Elodea,* 1/2 in Luft. | |
|---|---|
| 180 | |
| 183 | |
| 200 | mit Leitungswasser besprengt |
| 202 | |
| 205 | |
| 214 | |
| 191 | |
| 170 | |
| 161 | |
| 98 | mit $O_2$-freiem Wasser besprengt |
| 0 | |
| 0 | |
| 188 | mit Leitungswasser besprengt |
| 190 | |
| 185 | |
| 163 | mit $CO_2$-freiem Wasser besprengt |
| 180 | |
| 191 | |
| 181 | |
| 175 | |
| 163 | |
| 160 | |
| 38 | mit $O_2$-freiem Wasser besprengt |
| 20 | |
| 27 | |

Luft befindet; und zweitens wird das Gas in dem in Luft befindlichen Teile viel schneller durch die Oberfläche diffundieren, als wenn diese mit Wasser bedeckt wäre. Der Beweis hierfür wird in den folgenden Versuchen erbracht werden.

Ich befestige die Pflanze so, daß der untere Teil mit der Schnittfläche in Wasser tauchte, während der obere Teil in die Luft ragte. Von Zeit zu Zeit besprengte ich diesen Teil mittels eines Zerstäubers mit Wasser. Zum Benetzen benutzte ich entweder Leitungswasser oder kohlensäurefreies resp. sauerstoffreies Wasser. Letzteres gewann ich durch Abkochen und Aufbewahren unter Ölabschluß; das $CO_2$-freie stellte ich dadurch her, daß ich Leitungswasser in einer flachen Schale mehrere Tage unter eine luftdicht schließende Glasglocke stellte und dem abgeschlossenen Raume die Kohlensäure durch Kalilauge entzog. Es ergaben sich die umstehenden Resultate.

Man sieht, daß bei Benetzung der Oberfläche die Zahl der ausgeschiedenen Blasen sofort anwächst. Das könnte nun dadurch verursacht sein, daß die Pflanze, soweit ihre Oberfläche von Luft bespült wird, wenig oder gar keine gasförmige Kohlensäure zersetzen kann. Sobald sie aber besprengt wird, würde die Zerlegung der gelösten Kohlensäure vor sich gehen und dadurch die Steigerung der Blasenzahl verursacht werden. Es zeigt sich aber, daß der Blasenstrom ebenso stark anwächst, wenn man $CO_2$-haltiges Wasser anwendet, wie wenn man $CO_2$-freies Wasser benutzt. Eine stärkere $CO_2$-Zerlegung kann also nicht die Ursache sein. Beim Besprengen mit $O_2$-freiem Wasser dagegen nahm die Blasenzahl sehr stark ab. Das Diffusionsgefälle gegen das $O_2$-freie Wasser ist so groß, daß der Sauerstoff ebensoleicht diffundiert wie in die Luft, so daß der gesamte, bei der Assimilation frei gewordene Sauerstoff seinen Weg durch die mit gasfreiem Wasser bedeckte Oberfläche nimmt. Ist das der Fall, so müßte der Blasenstrom nach Sättigung des $O_2$-freien Wassers mit Sauerstoff wieder beginnen. Um dies zu prüfen, wurden mehrere Kochflaschen mit abgekochtem Wasser gefüllt und dieses durch eine Ölschicht gegen die Luft abgeschlossen. Während das Wasser der ersten Flasche unverändert blieb, ward durch das der zweiten $CO_2$ und durch das der dritten $CO_2$ und $O_2$ geleitet. In jeder Flasche befanden sich mehrere Sprosse *Elodea* und *Ceratophyllum* mit frischer Schnittfläche. Die Pflanzen wurden nun in das Sonnenlicht gestellt und beobachtet. Nach etwa 3/4 Stunden traten aus den Pflanzen der dritten Flasche, deren Wasser $CO_2$ und $O_2$ enthielt, Blasen aus. In der Flasche, deren Wasser nur Kohlensäure enthielt, stiegen die Blasen erst nach 1½ Stunden auf. In der Flasche mit völlig gasfreiem Wasser wurden keine Blasen beobachtet. Dieser Unterschied konnte auch bei Kontrollversuchen festgestellt werden;

je nach der kürzeren oder längeren Durchleitung von $O_2$ traten die Blasen in $CO_2$-haltigem Wasser schneller oder langsamer auf. Wie hier der Sauerstoff um so besser durch die Oberfläche ins Wasser diffundiert, je weniger $O_2$ in diesem gelöst ist, so müßte auch umgekehrt die Diffusion in Luft geringer werden, wenn der $O_2$-Gehalt der Luft wächst. Ich prüfte daher:

### Die Diffusion bei Pflanzen, die teilweise in einer Sauerstoffatmosphäre sind.

Ich brachte die Pflanze in ein weites Reagensglas, das mit Wasser gefüllt und mit der Öffnung nach unten in Leitungswasser getaucht ward. Aus einem Gasometer konnte reiner Sauerstoff in das Glas geleitet werden, der das Wasser zum Teil verdrängte. Mittels eines Gummigebläses konnte eventuell auch atmosphärische Luft eingeführt werden. Ich machte dabei folgende Beobachtungen:

**Versuch am 1. 6. 08.**

*Ceratophyllum.* Blasenzahl p. Min.

| ganz in Wasser | ¼ in $O_2$ ¾ in W. | ¾ in $O_2$ ¼ in W. | ¾ in Luft ¼ in W. |
|---|---|---|---|
| 22 | 26 | 13 | 0 |
| 22 | 21 | 5 | 0 |
| 23 | 20 | 7 | 0 |
| 24 | 18 | 6 | 0 |
| 24 | 18 | 6 | 0 |
| 25 | | | |

**Versuch am 16. 6. 08.**

*Elodea.* Blasenzahl p. Min.

| ganz in Wasser | ¼ in $O_2$ ¾ in W. | ½ in $O_2$ ½ in W. | ¾ in $O_2$ ¼ in W. | ¾ in Luft |
|---|---|---|---|---|
| 16 | 16 | 8 | 6 | 0 |
| 16 | 12 | 7 | 4 | 0 |
| 16 | 12 | 7 | 3 | 0 |
| 15 | 11 | 6 | 3 | 0 |
| 15 | 11 | 6 | 3 | 0 |

**Versuch am 8. 7. 08.**

*Elodea.* Blasenzahl p. Min.

| ganz in Wasser | ½ in $O_2$ ½ in W. | ½ in Gemisch Luft : $O_2$ = 1 : 1 | ½ in Gemisch Luft : $O_2$ = 2 : 1 | ganz in Wasser | ½ in Luft ½ in W. | ganz eingetaucht |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 133 | 158 | 100 | 48 | 140 | 32 | 130 |
| 130 | 81 | 96 | 48 | 121 | 33 | 125 |
| 131 | 63 | 59 | 50 | 124 | 34 | 123 |
| 130 | 64 | 58 | 51 | 122 | 34 | 120 |
| 128 | 63 | 57 | 48 | 119 | 35 | 119 |

**Versuch am 9. 7. 08.**

*Ceratophyllum.* Blasenzahl p. Min.

| ganz in Wasser | ¾ in Luft | ganz eingetaucht | ¾ in Gemisch Luft : $O_2$ = 10 : 1 | ¾ in Gemisch Luft : $O_2$ = 20 : 1 |
|---|---|---|---|---|
| 112 | 0 | 114 | 28 | 26 |
| 113 | 0 | 111 | 25 | 24 |
| 110 | 0 | 106 | 23 | 22 |
| 108 | 0 | 105 | 20 | 20 |
| 107 | 0 | 104 | 18 | 19 |

Der leitende Gedanke bei diesen Versuchen war folgender. Ist der beim Herausheben der Pflanze beobachtete Rückgang des Blasenstromes dadurch verursacht, daß der Sauerstoff leichter durch die Oberfläche der Pflanze diffundiert, wenn diese in Luft ragt, so muß eine Vermehrung des Sauerstoffgehaltes der Luft die Diffusion herabsetzen und den Blasenstrom entsprechend erhöhen. Daß dies der Fall ist, geht aus den Beobachtungen hervor. Befand sich die Pflanze zur Hälfte in Luft, so ging die Zahl der Blasen auf den vierten Teil zurück. Wurde die Luft durch eine reine Sauerstoffatmosphäre ersetzt, so sank der Blasenstrom auf die Hälfte, entsprechend dem Umstande, daß ja auch nur die Hälfte der Pflanze $CO_2$ zerlegen konnte. Im Anfang zeigte sich beim Einleiten des Sauerstoffes eine kleine Steigerung, die dadurch bedingt war, daß die Konzentration des Sauerstoffes im Innern der Pflanze jetzt geringer war als außerhalb, und die Diffusion daher bis zum Ausgleich von außen nach innen ging. Ragte die Pflanze soweit in Luft, daß der gesamte Sauerstoff in diese durch die Oberfläche diffundierte, so konnte der Blasenstrom sofort hervorgerufen werden, wenn der Luft $\frac{1}{20}$ Raumteil $O_2$ zugesetzt ward, weil um so weniger in die Atmosphäre diffundiert, je höher ihre $O_2$-Tension ist.

## Nachweis der Diffusion durch volumetrische Methode.

Besser als durch die Blasenzählmethode läßt sich die erhöhte Diffusion des Sauerstoffes in Luft auf folgende Weise zeigen und messen. Ich befestigte die Pflanzen in einem in doppelte U-Form gebogenen Glasrohr in der Weise, wie ich es S. 107 bei Beschreibung der Druckmessung des Gases angegeben habe, doch befand sich im

1. *Elodea* in Leitungswasser.

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 51,2 | |
| 55,8 | 4,6 |
| 60,7 | 4,9 |
| 65,3 | 4,6 |
| 70,0 | 4,7 |
| 74,5 | 4,5 |
| 79,1 | 4,6 |
| 84,2 | 5,1 |
| 88,7 | 4,5 |
| 93,1 | 4,4 |
| 97,8 | 4,7 |
| 103,2 | 5,4 |

2. Dieselbe Pflanze in Luft.

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 151,0 | |
| 150,1 | 0,9 |
| 149,1 | 1,0 |
| 148,5 | 0,6 |
| 147,6 | 0,9 |
| 146,5 | 1,1 |
| 145,6 | 0,9 |
| 144,6 | 1,0 |

3. Dieselbe Pflanze in gasfreiem Wasser.

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 160,1 | |
| 133,5 | 26,6 |
| 122,4 | 21,1 |
| 93,2 | 29,2 |
| 74,1 | 19,1 |
| 55,5 | 18,6 |
| 38,4 | 17,1 |

Manometerrohre nicht Quecksilber, sondern Wasser. Die Pflanze tauchte in Wasser und man konnte an dem Steigen der Wassersäule die Stärke der $CO_2$-Zerlegung messen. Andererseits war es möglich, am Fallen der Wassersäule, wenn die Pflanze sich in Luft befand, genau zu messen, wie viel $O_2$ in der Minute diffundierte. Die Beobachtungstabellen geben in der ersten Reihe die Ablesungen an der Millimeterskala von Minute zu Minute, in der zweiten Reihe zeigen sie, wie viel mm die getragene Wassersäule in einer Minute stieg oder fiel.

Wie die erste Tabelle zeigt, zerlegte die Pflanze in der Minute so viel $CO_2$, daß die Wassersäule um 4,5 mm gehoben ward, d. h. es wurden, da der Durchmesser des Glasrohres 2 mm betrug, $r^2\pi h =$ 14,13 mm³ Sauerstoff frei. Für eine genaue absolute Messung wäre natürlich der Druck und die Temperatur noch zu berücksichtigen, doch kommt es an dieser Stelle nur auf relative Werte an. Befand sich die Pflanze in Luft, so diffundierte der unter dem Druck der Wassersäule stehende Sauerstoff durch die Oberfläche der Pflanze in die Atmosphäre, und zwar, wie aus Tabelle (2) hervorgeht, in einer Minute $0{,}9 \cdot 3{,}14 = 2{,}8$ mm³. Tauchte die Pflanze, nachdem die Wassersäule durch Einbringen des Sprosses in Leitungswasser gehoben war, in abgekochtes, gasfreies Wasser, so sank die Wassersäule äußerst schnell; wie aus Tabelle (3) zu sehen ist, in einer Minute um 22 mm. Daraus geht hervor, daß die Diffusion in das gasfreie Wasser erheblich schneller vor sich geht als in Luft. Ich untersuchte nun die Diffusion in Wasser, das gasfrei gemacht worden war, durch das aber dann verschieden lange Zeit Sauerstoff geleitet war, also verschiedene $O_2$-Tension hatte. Es ergab sich, daß eine geringe Anreicherung mit $O_2$ die Diffusion sofort herabsetzte, und daß die Wirkung stieg, je länger der Sauerstoff durch das Wasser geleitet worden war.

4. *Elodea* in gasfreiem Wasser.

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 171,5 | 24,3 |
| 147,2 | 20,0 |
| 127,2 | 18,7 |
| 108,5 | 16,8 |
| 91,7 | 15,2 |
| 76,5 | 14,5 |
| 62,0 | |

5. *Elodea* in gasfreiem Wasser, durch das 3 Min. lang $O_2$ geleitet war.

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 192,0 | 17,5 |
| 174,5 | 16,1 |
| 158,4 | 16,1 |
| 142,3 | 14,3 |
| 128,0 | 14,5 |
| 113,5 | 14,2 |
| 98,3 | 13,8 |
| 84,5 | |

6. *Elodea* in gasfreiem Wasser, durch das 10 Min. lang $O_2$ geleitet war.

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 156,0 | 2,5 |
| 152,5 | 2,5 |
| 150,0 | 3,2 |
| 146,8 | 3,3 |
| 143,5 | 3,0 |
| 140,5 | 3,0 |
| 147,5 | 2,5 |
| 135,0 | |

Die $O_2$-Säule wurde stets vorher durch Eintauchen der Pflanze in Leitungswasser hergestellt. Im weiteren Verlaufe stellte ich noch Versuche nach dieser Methode mit Gasen an. Ich brachte die Pflanze, nachdem sie eine genügende $O_2$-Säule gebildet hatte, in eine Sauerstoffatmosphäre in der Weise, wie es auf S. 110 beschrieben ist. Die Versuche bestätigten die bei den früheren Beobachtungen über die Diffusion bei Pflanzen, die teilweise in einer Sauerstoffatmosphäre sind, festgestellten Ergebnisse. Ich gebe aus der Reihe der Beobachtungen nur die folgende wieder, die zeigt, wie beim Übertragen der Pflanze in reinen Sauerstoff dieser zunächst in die Pflanze diffundiert. Das Diffusionsgefälle ist in diesem Falle umgekehrt, die höhere Konzentration herrscht außerhalb der Pflanze, und der Sauerstoff diffundiert offenbar schneller hinein, als die andern Gase der Interzellularen heraus. Nachdem das Gleichgewicht eingetreten ist, bleibt die $O_2$-Säule auf demselben Niveau konstant, wie aus der Tabelle zu ersehen ist. Eine Änderung durch $CO_2$-Zerlegung kann ja nicht eintreten, da die Pflanze vollständig sich in Sauerstoff befindet.

*Elodea* in einer
$O_2$-Atmosphäre

| Ablesung | Differenz |
|---|---|
| 135,0 | |
| 137,0 | 2,0 |
| 137,9 | 0,9 |
| 138,5 | 0,6 |
| 138,8 | 0,3 |
| 138,9 | 0,1 |
| 138,9 | 0,0 |
| 138,9 | 0,0 |
| 139,0 | 0,1 |
| 139,0 | 0,0 |
| 139,0 | 0,0 |
| 139,0 | 0,0 |

## Bereicherung des Wassers mit Sauerstoff, ohne daß Sauerstoffblasen austreten.

Von Bedeutung für die Frage der Diffusion des Sauerstoffes durch die Oberfläche der Pflanzen ist der Nachweis, daß das Wasser an Sauerstoff reicher werden kann, obgleich keine Blasen aus der Schnittfläche austreten. Diesem Nachweise dienen folgende Versuche. Leitungswasser, das durch Abkochen von Sauerstoff und Kohlensäure befreit war, ward noch siedend mit einer starken Ölschicht bedeckt, um die Aufnahme von $O_2$ aus der Luft zu verhindern. Nachdem das so behandelte Wasser erkaltet war, leitete ich durch einige mit ihm

gefüllte Flaschen $CO_2$; andere Flaschen mit diesem gasfreien Wasser blieben unverändert. Sodann brachte ich langsam durch die Ölschicht hindurch angeschnittene Sprosse von *Ceratophyllum* in das Wasser. Es waren nun vorhanden: 1. Gefäße mit $CO_2$-haltigem, aber $O_2$-freiem Wasser mit und ohne Pflanzen; 2. völlig gasfreies Wasser enthaltende Gefäße mit und ohne Pflanzen. Von jeder Art ward eine Flasche ins Licht und eine ins Dunkelzimmer gestellt. Die im Lichte befindlichen wurden gut beobachtet, ob aus den Schnittstellen Gasblasen aufstiegen. Nachdem die Pflanzen je nach der Helligkeit bei den verschiedenen Versuchen 3—4 Stunden gestanden hatten, und sicher keine Blasen ausgetreten waren, versuchte ich nachzuweisen, daß trotzdem das Wasser jetzt sauerstoffreicher geworden war. Dazu benutzte ich die Eigenschaft der Pyrogallussäure, daß ihre Lösung in Kalilauge Sauerstoff absorbiert und sich dadurch braun färbt. Ich löste 12,5% Ätzkali und 5% Pyrogallussäure in siedendem, also $O_2$-freiem Wasser. Um eine $O_2$-Aufnahme aus der Luft zu verhüten, erhielt ich die Lösungen auf Siedetemperatur. Mit einer Pipette nahm ich von jeder Lösung 2 ccm einzeln heraus und brachte sie unter der nötigen Vorsicht in die Versuchsgefäße. Dabei ergab sich folgendes: Die Gefäße, die im Dunkeln gestanden hatten, zeigten keine Veränderung; das Wasser enthielt keine Spur von Sauerstoff. Von den Flaschen dagegen, die im Lichte gestanden hatten, färbte sich das Wasser, durch welches $CO_2$ geleitet war, und in dem sich Pflanzen befanden, sofort tiefschwarz. Das bewies, daß sich reichlich Sauerstoff gebildet hatte. Da keine Blasen aufgetreten waren, so kann er nur durch Diffusion in das Wasser gelangt sein. Das Wasser ohne Pflanzen zeigte auch im Lichte keine Färbung. Das Wasser, in dem weder $CO_2$ noch $O_2$ gewesen war und mit Pflanzen im Lichte gestanden hatte, zeigte eine leichte Rotfärbung. Es war also auch hier ein wenig Sauerstoff hinein diffundiert. Die zersetzte Kohlensäure stammte aus den Pflanzen, und zwar entweder aus der Luft der Interzellularen, oder sie war durch intramolekulare Atmung gebildet worden, oder drittens, es war gespeicherte Kohlensäure (vgl. oben S. 101). Durch eine von diesen Möglichkeiten erklärt sich die Tatsache, daß auch die im $CO_2$-freien Wasser befindlichen Pflanzen Sauerstoff abgespalten hatten, freilich, wie der Unterschied in der Färbung zeigt, weniger als im $CO_2$-haltigen Wasser.

Die Versuche wurden mit *Elodea, Potamogeton, Cladophora* wiederholt und hatten stets dasselbe Resultat.

Wie die Versuche zeigen, ist die Diffusion des Sauerstoffes durch die Oberfläche nur gering, wenn diese irgendwie verletzt ist; aber auch bei einer völlig intakten Pflanze wird die Diffusion sehr erschwert durch die Bedeckung mit Wasser. Sie wird wesentlich beschleunigt,

wenn einzelne Teile der Pflanze in die Luft ragen. Diese Tatsache ist nicht ohne Bedeutung für die submers lebenden Pflanzen, wie auch für die, welche sich teils im Wasser und teils in Luft befinden. Obgleich im Wasser mehr Kohlensäure gelöst ist, als sich in der Luft befindet, wird durch die Bedeckung mit Wasser der Gasaustausch in den Pflanzen doch so verlangsamt, daß er nicht die Geschwindigkeit des Gaswechsels in Luft erreicht. Vielleicht kommt das in Betracht dafür, daß die submersen Pflanzen durch Ausbildung von zerschlitzten oder sehr dünnen Blättern ihre Oberfläche verhältnismäßig stark vergrößern, wodurch sie befähigt werden, den durch den Druck und die schwere Beweglichkeit des Wassers geminderten Gasaustausch zu erhöhen.

Da dieser aber noch mehr beschleunigt wird, wenn einzelne Teile der Pflanze in Luft sind, so mag das Auftreten von Luftblättern neben zerschlitzten submersen Blättern, wie es bei *Batrachium, Cabomba* etc. zu geschehen pflegt, neben andern biologischen Funktionen, denen die Schwimmblätter in erster Linie dienen, auch zur Beschleunigung des Gaswechsels beitragen. Vor allem wohl in der Weise, daß die submersen Teile die Kohlensäure der Bikarbonate zerlegen, und der unter Druck stehende abgespaltene Sauerstoff zum überwiegenden Teile durch die Spaltöffnungen der in Luft befindlichen Blätter entweicht, und so ein beständiger Diffusionsstrom entsteht.

## Zur Kritik der Blasenzählmethode.

In dieser Arbeit verwandte ich zu meinen Untersuchungen vielfach die Blasenzählmethode. Die über die Diffusion des Sauerstoffes angestellten Beobachtungen gestatten nun eine bessere Beurteilung ihres Wertes. Auf Grund der Ergebnisse meiner Versuche läßt sich das Urteil wohl dahin zusammenfassen, daß sie genauere quantitative Messungen nur unter bestimmten Bedingungen gestattet. Da die Diffusion abhängig ist vom Diffusionsgefälle und von der Löslichkeit des Gases, so ist bei Anwendung der Blasenzählmethode erforderlich, daß das umgebende Wasser genügend mit Sauerstoff gesättigt ist. Bei einer intakten Pflanze herrscht im Innern ein hoher Druck, und damit steigt die Löslichkeit des Gases, so daß trotz der Sättigung des umgebenden Wassers ein Diffusionsgefälle herrscht. Bei einer angeschnittenen Pflanze dagegen, wie sie ja bei der Blasenzählmethode allein in Betracht kommt, herrscht im Innern der Pflanze kein wesentlich höherer Druck als außen, die Löslichkeit ist auf beiden Seiten die gleiche. Ist also das umgebende Wasser mit $O_2$ gesättigt, so ist das Diffusionsgefälle fast Null, aller abgespaltene Sauerstoff scheidet sich in Blasenform aus, und die Methode liefert gute Werte. Ebenso ist natürlich stets darauf zu achten, daß die

Pflanze vollständig mit Wasser bedeckt ist, da durch die in Luft befindlichen Teile der Sauerstoff schnell und leicht diffundiert; wie die Versuche zeigten, ist der auf diese Weise entweichende Betrag nicht gering. Werden die erwähnten Vorsichtsmaßregeln beachtet, so ist die Methode sehr gut brauchbar, vor allem bei vergleichenden Beobachtungen, z. B. über die Abhängigkeit der $CO_2$-Zerlegung von verschiedener Lichtintensität. Ein absolutes Maß der Assimilationstätigkeit selbst gibt die Zählung der Blasen allerdings nicht, da die Zusammensetzung des Gases nach Jahreszeit und Lichtintensität variiert. Pfeffer[1]) hebt hervor, „daß das Blasenzählen nicht nur die bequemste, sondern auch die genaueste Methode ist, wenn es sich um die Abhängigkeit der Gasabscheidung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit handelt". Er weist aber auch darauf hin, daß dem Sauerstoffe „auf dem Wege, den er von seiner Bildungsstätte bis zur Wunde im absorbierten und gasförmigen Zustande zurückzulegen hat, sich die andern in der Pflanze enthaltenen Gase, Stickstoff und Kohlensäure, beimischen, und eine Ausgleichung mit ihnen wird um so vollständiger sein können, je länger der zu durcheilende Weg ist, oder je langsamer eine bestimmte Strecke durchlaufen wird". Die Blasen werden also um so sauerstoffreicher sein, je energischer die $CO_2$-Zerlegung vor sich geht. Untersuchungen nach dieser Richtung haben dies bestätigt. Jost[2]) schreibt: „Genauere Gasanalyse zeigt wirklich einen hohen Prozentsatz von Sauerstoff, niemals aber findet man reinen Sauerstoff, stets Stickstoff in beträchtlicher Menge beigemischt". De Candolle[3]) gibt an: „Das austretende Gas ist nie reiner Sauerstoff, vor und nach Austritt mengen sich größere und kleinere Mengen Stickstoff und $CO_2$ bei. Dementsprechend wurde ein Sauerstoffgehalt von 25% bis 98% gefunden". Ich habe während des Winters und in der Vegetationszeit Untersuchungen über das austretende Gas angestellt. Bei den Analysen konnte ich nachweisen, daß im Winter bei schwacher Vegetationstätigkeit das Gas aus 24,5% $O_2$, 1,3% $CO_2$ und 74,2% Stickstoff bestand. Im Mai bereits bestand es aus 51,3% $O_2$, 1,5% $CO_2$, 47,2% Stickstoff und Anfang Juni aus 76,2% $O_2$, 0,7% $CO_2$, 23,1% Stickstoff.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die submersen Wasserpflanzen verwenden die Bikarbonate nicht nur gelegentlich bei der $CO_2$-Zerlegung, sondern diese liefern oft gerade den Hauptanteil der Kohlensäure für den Assimilationsprozeß.

---

[1]) Pfeffer, Arb. d. Bot. Inst. Würzburg I, S. 51.

[2]) Jost, Vorlesg. üb. Pflanzenphys. 1908, S. 117.

[3]) De Candolle, Pflanzenphys. 1833, Bd. I, S. 102.

2. Die Sauerstoffabspaltung ist nicht allein eine Funktion der $CO_2$-Tension des Wassers, vielmehr ist sie auch abhängig von der Form, in der die Kohlensäure vorhanden ist. Die Pflanze hat die Fähigkeit, die Bikarbonate aktiv zu spalten und erreicht dadurch eine reichere Zufuhr von $CO_2$, als in Wasser gleicher $CO_2$-Tension ohne Bikarbonate. Sie ist also erst in zweiter Linie von dem Druck der freien Kohlensäure abhängig. Bei Lösungen von gleichem Alkali- resp. Erdalkaligehalte steigt die Assimilation mit dem Kohlensäuredruck, bei Lösungen gleicher $CO_2$-Tension steigt sie mit dem Gehalt an Bikarbonat.

3. Die Karbonate drücken die Wirkung der Bikarbonate herab, einmal durch ihre Basizität, der Hauptsache nach aber durch Minderung des Kohlensäuredruckes.

In Gemischen von Bikarbonat und Karbonat stellt sich zwischen beiden ein Gleichgewichtszustand her. Die Pflanzen sind imstande, diesen zu verschieben und scheiden noch in Lösungen von einem Teil $KHCO_3$ und zwei Teilen $K_2CO_3$ Sauerstoffblasen aus.

4. Der bei der Zerlegung der Kohlensäure frei gewordene Sauerstoff diffundiert durch die gesamte Oberfläche der Pflanze. Bei unverletzten Pflanzen entsteht im Innern ein positiver Gasdruck, der Löslichkeit und Diffusionsgefälle so weit erhöht, daß sich $O_2$-Ausscheidung und Diffusion das Gleichgewicht halten.

5. Ist das Wasser mit Sauerstoff gesättigt, so ist bei verletzten Pflanzen die Diffusion durch die Oberfläche gering. Falls das Wasser nicht mit $O_2$ gesättigt ist, kann trotz einer Verletzung eine Sauerstoffabgabe durch die gesamte Oberfläche erfolgen.

Befinden sich Teile der Pflanze in Luft, so diffundiert der Sauerstoff erheblich schneller durch die nicht mit Wasser bedeckte Oberfläche.

---

# Über Rosahefe.

Von **E. Pringsheim** jun. und **H. Bilewsky**.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut zu Breslau.)

(Mit Tafel I.)

## Einleitung.

Zu den Organismen, welche sich aus der Laboratorienluft häufig auf bakteriologischen Nährböden ansiedeln, gehört die sogenannte Rosahefe, welche zuerst von Fresenius[1]) als *Cryptococcus glutinis* beschrieben, später von Schroeter[2]) als Hefe angesprochen und bald darauf von Cohn[3]) zur Gattung *Saccharomyces* gestellt wurde (1872). In der Tat gleicht die Rosahefe habituell und in ihrem Vorkommen einigen echten Saccharomycesarten bis auf die ihr fehlende Sporenbildung; den Speziesnamen hat sie davon erhalten, daß sie oft auf Stärkekleister auftritt. Später sind rote oder Rosahefen häufig erwähnt und einigemale als Verunreinigung von Milch, Butter, Sauerkraut und anderen Stoffen beschrieben worden. Die wichtigste Literatur findet man bei Lafar, Handbuch der technischen Mykologie (Bd. IV. S. 296 und an anderen Stellen dieses Werkes) zusammengetragen.

Im Winter 1907/08 wurde die Rosahefe von neuem im Breslauer pflanzenphysiologischen Institut mit den inzwischen vervollkommneten Methoden in Kultur genommen, um ihre Lebensbedingungen genauer zu erforschen. Die biologischen Verhältnisse erschienen anziehend genug, um ein solches Eingehen zu rechtfertigen. Offenbar haben wir einen Organismus von großer Anspruchslosigkeit, Anpassungsfähigkeit und Lebenszähigkeit vor uns. So vermag er das Austrocknen sehr gut zu vertragen, denn obgleich er keine Sporen bildet, erscheint er doch auf geeigneten Substraten, die der Luftinfektion ausgesetzt werden, fast regelmäßig. Geeignet in diesem Sinne sind aber fast

---

[1]) Beiträge zur Mykologie, II.

[2]) Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn, I, 2, S. 110.

[3]) Ebenda S. 187.

alle Substrate, auf denen die Bakterien nicht zu viel Konkurrenz machen, so z. B. Kleister, auf dem sonst außer Penicillium- und Micrococcus-Arten kaum etwas wächst. Ja, Hansen gibt sogar an, daß eine von Elfving kultivierte rote Hefe in Salzlösungen ohne organische Nährstoffe leben könne (cf. Lafar l. c. S. 299), was sich wohl so erklärt, daß sie mit äußerst geringen Mengen von Verunreinigungen auszukommen versteht. Auf solchen Substraten ist das Wachstum natürlich langsam, es fragte sich aber, ob das, wie häufig angegeben wird[1]), für unsern Organismus charakteristisch ist, oder ob er nicht unter besseren Bedingungen auch üppiger gedeihen kann. Neben diesen und anderen Fragen der Ökologie und Stoffwechselphysiologie interessierte dann auch die systematische Stellung dieses, zur Einordnung so wenige Anhaltspunkte gebenden Pilzes. Es sollte zu diesem Zweck versucht werden, eine größere morphologische Mannigfaltigkeit zu erzielen, als sie zunächst bekannt ist, und auch das Studium der Zellinhaltskörper erschien hierzu wünschenswert. Dieser zweite Teil unserer Arbeit hat allerdings bisher wenig Erfolge gezeitigt, immerhin soll aber dargelegt werden, was gefunden werden konnte.

## I. Physiologie und Ökologie.

Rote Hefen sind in der Natur auf Obst und Gartenfrüchten wiederholt gefunden und beschrieben worden. Sie können darauf aber nur saprophytisch gedeihen, auf lebenden Pflanzenteilen können sie sich nicht vermehren. Werden z. B. Apfelsinen, Birnen, Zitronen, Weinbeeren, Bananen, rote Rüben etc. möglichst von anhaftenden Bakterien und Pilzsporen befreit, angeschnitten und in sterilen Kristallisierschalen mit Rosahefe beimpft, so vermehrt diese sich überall nur auf den toten Zellen der Schale und in dem beim Durchschneiden austretenden Safte, dagegen auf den Zellen des Frucht- und Rübenfleisches erst nach deren Absterben.

Gekochte Früchte und Rüben sind ein ausgezeichnetes Substrat, ebenso die Dekokte derselben frischen Pflanzenteile und solche von Feigen, Korinthen, trockenen Pflaumen, auch Malzextrakt u. s. f. Diese kommen offenbar den natürlichen Nährböden am nächsten, die die rote Hefe im Freien bewohnt. Die Entwickelung ist auf ihnen immer dann sehr üppig, wenn für den Sauerstoffzutritt gesorgt wird, und besser auf neutralen und ganz schwach saueren Substraten als auf stärker saueren. Ganz besonders geeignet erwiesen sich Mohrrüben, dann auch Kartoffeln und rote Rüben, weniger Brot, alles aber nur in gekochtem Zustande.

---

[1]) z. B. E. Küster, Kultur der Mikroorganismen, S. 134—135.

Will man Flüssigkeiten von bekannter Zusammensetzung benutzen, die diesen „natürlichen Nährlösungen“ nahekommen oder sie erreichen, so muß vor allem Pepton benutzt werden, das sich von den geprüften Stickstoffquellen als die bei weitem geeignetste erwies. Asparagin ist schon schlechter, und anorganische N-Quellen, wie Nitrate und Ammonsalze erlauben nur ein kümmerliches Wachstum. Bei Verwendung organischer Stickstoffquellen in genügender Menge ist die Zugabe von Zucker von geringer Bedeutung. Bei einer einprozentigen Peptonlösung mit den nötigen Salzen und 1‰ Zitronensäure macht sich z. B. das Vorhandensein oder Fehlen von Zucker kaum bemerkbar. Auch Asparagin ist ohne Zucker fast so gut wie mit Zucker.

Eine Lösung mit Zucker und Ammoniumnitrat, die an sich nur sehr schlechtes Wachstum erlaubt, wird durch Spuren von Asparagin recht gut. Genaueres ist darüber noch nicht ermittelt worden, die Frage soll aber für die rote Hefe wie für andere Organismen in anderem Zusammenhange noch untersucht werden.

Stärkekleister ohne weiteren Zusatz, auf dem die rote Hefe so oft gefunden wurde und nach dem sie benannt worden ist, ist kein guter Nährboden, offenbar wegen des geringen N-Gehaltes. Nur seine Anspruchslosigkeit erlaubt es unserem Pilze, darauf zu vegetieren, für eine bessere Nahrung ist er aber doch sehr dankbar. Bekommt er diese, dann zeigt es sich, daß das für ihn mehrfach angegebene langsame Wachstum nicht in seiner Natur liegt; in wenigen Tagen bedeckt er die ihm zur Verfügung stehende Oberfläche des Substrates mit einer dicken, rosa- bis korallenroten schleimig-glänzenden Schicht. Die Form dieser Riesenkolonien bietet wenig bemerkenswertes. Es sind grob gelappte, wellig abgerundete Schleimmassen, die unter Umständen, so auf Kartoffeln, allmählich sich gekröse- oder gehirnartig wulsten (Tafel, Figur 1). Auf Gelatineplatten werden die nach außen liegenden Teile der Kolonien in späteren Stadien des Wachstums stärker lappig und selbst dendritisch verzweigt (Tafel, Figur 2). Sonst sind die Kolonien, besonders die jungen, einfach als tropfenförmig zu bezeichnen.

In flüssigen Substraten, die im Erlenmeyerkolben in flacher Schicht verwendet wurden, trat die rote Hefe sowohl als Bodenbelag wie an der Oberfläche auf. Der Bodensatz besteht vielleicht nur aus solchen Zellen, die von oben herabgefallen sind. Wurden die Kulturen mit denselben Nährlösungen in tiefen Reagenzgläsern angestellt, so war die Vermehrung spärlicher, offenbar weil nicht genug Sauerstoff in die Tiefe drang. Das große Sauerstoffbedürfnis unseres Organismus zeigte sich besonders deutlich in Schüttelkulturen, die in verschiedenen Verdünnungen in Gelatine angestellt wurden. Während eine zum Vergleich herangezogene Bierhefe durch die ganze Gelatineschicht und besonders auch am Boden Kolonien gebildet hatte, wuchs die

rote Hefe nur an der Oberfläche zu sichtbaren Kolonien aus. Dementsprechend bewirkt unser Pilz auch keine Gährung. Niemals wurde Gasentwickelung beobachtet, und die Jodoformprobe auf Alkohol lieferte meist negative und nur in einigen sehr alten, üppigen Kulturen zweifelhafte (d. h. nur durch den Geruch erkennbare) Resultate. Diese letzteren dürften aber auf Aldehydbildung beruht haben, da die Jodoformprobe ja leider nicht eindeutig ist. Gegen die Möglichkeit des Gärvermögens spricht auch der Umstand, daß bei sonst geeigneter Nahrung (z. B. Pepton) Zuckerzusatz keinen merklichen Unterschied bedingte.

Was die Säuerung der Nährlösungen anbelangt, so konnte für $\frac{1}{100}$ n Lösung verschiedener Mineralsäuren ein Optimum der H-Ionenkonzentration gefunden werden. Wurde Schwefel- und Phosphorsäure benutzt, so war die Entwickelung etwa bis zur Maximalkonzentration von $\frac{5}{100}$ n nahezu gleichmäßig. Bei mehr Säure sank sie sehr schnell, sodaß in $\frac{6}{100}$ n schon sehr spärliche Vermehrung stattfand und in $\frac{7}{100}$ n kaum mehr etwas wuchs. Ohne Säure war aber das Wachstum ebenfalls vermindert. Die Grenzkonzentrationen sind für verschiedene Ernährung verschieden, für die verschiedenen anorganischen Säuren aber annähernd gleich.

Der Bedarf an Salzen ist so gering, daß bei Gebrauch der gewöhnlichen Nährstoffe, als Zucker, Pepton etc., ein Unterschied zwischen den Kulturen, die $MgSO_4$ u. $KH_2PO_4$ (0,1 %) erhalten hatten, und solchen ohne diese Salze kaum zu bemerken war. In reiner Rohrzuckerlösung (aus käuflichem Würfelzucker bereitet) wächst die Rosahefe schwach, aber doch genügend, um sich durch ihre Färbung bemerkbar zu machen; in den Lösungen der mineralischen Nährsalze konnte auch noch Wachstum konstatiert werden. Offenbar bieten gewisse Verunreinigungen dieser Nährstoffe oder der Luft der roten Hefe genug Material zu einer schwachen Entwickelung. Ein deutlicher Einfluß der Beleuchtung konnte hierbei, entgegen den Angaben von Hansen, nicht gefunden werden[1]. Dieser Forscher war der Meinung, daß die rote Hefe am Lichte Kohlensäure assimilieren kann. Er ließ sich wohl durch die Genügsamkeit dieses Organismus täuschen. Eigene Versuche, die Verunreinigungen völlig auszuschließen, haben wir nicht gemacht, weil uns nach den angeführten Beobachtungen die Mühe in keinem Verhältnis zum Resultate zu stehen schien. Jedenfalls wird es nun auch verständlich, wie es der roten Hefe möglich ist, auf einem so schlechten Nährboden wie Stärkekleister zu vegetieren.

Zu dieser Genügsamkeit und Anpassungsfähigkeit kommt nun noch eine andere Eigenschaft, welche der Rosahefe ermöglicht, den Kampf ums Dasein erfolgreich zu bestehen. Das ist die Austrocknungs-

[1] Vgl. Will in Lafar, IV, p. 299.

fähigkeit im vegetativen Zustande. Ohne Sporen zu bilden vermag unser Organismus monatelang in der trockenen Zimmerluft auszuhalten und sich überall anzusiedeln, wo nur ein geeignetes Substrat der Luftinfektion ausgesetzt ist. Nachdem jetzt in den Räumen des Breslauer Instituts durch die mannigfachen Kulturversuche viele Zellen in die Luft gelangt sind, treten rote Hefen immer und immer wieder spontan auf. Es wurden nun eigene Austrocknungsversuche gemacht. Anfangs wurden größere Mengen auf Gipsblöcken oder anderen Substraten ausgetrocknet. Als damit keine Abtötung erzielt wurde, griffen wir zu Glasstäbchen und Filterpapierstückchen, die in eine verdünnte Aufschwemmung roter Hefe eingetaucht wurden, um die Zellen möglichst einzeln zu trocknen. Die zum Versuch dienenden Glasstäbchen wurden zunächst in je einem 200 ccm-Erlenmeyerkolben mit Glashütchen trocken sterilisiert, dann im sterilen Dampfkasten in die Aufschwemmung eingetaucht und zum Trocknen wieder in den Kolben gestellt. Dahinein kam dann nach einer gewissen Zeit eine geeignete Nährlösung. Die Filterpapierstückchen wurden in kleine Kristallisierschalen gelegt, die mit Fließpapier zugebunden und ebenfalls trocken sterilisiert wurden. Nach dem Eintauchen kamen sie in den Exsikkator. Das Wasser konnte durch das Fließpapier verdunsten, ohne daß in der Mehrzahl der Versuche Infektion vorkam. Auch hier wurde nachträglich durch Zugießen einer Nährlösung die Lebensfähigkeit der Pilzzellen geprüft. Nach Ablauf von 6 Wochen angefeuchtet, zeigten alle Proben nach 4 Tagen Aussprossung, womit natürlich nicht gesagt werden soll, daß jede einzelne Zelle das Austrocknen überstanden hatte.

Was das Verhalten bei verschiedenen Temperaturen anbelangt, so ist unser Organismus auf verhältnismäßig niedrige Wärmegrade eingestellt und unterscheidet sich dadurch von den meisten Hefen und Schimmelpilzen. Es zeigt sich hier aber ein Einfluß des Substrates, welcher im einzelnen im folgenden Abschnitt besprochen werden soll. Hier sei nur erwähnt, daß auf festem Nährboden — offenbar wegen der bei der stärkeren Transpiration erschwerten Wasserzufuhr — keine so hohen Temperaturen ertragen werden wie in flüssigen, auch wenn für Luftfeuchtigkeit durch Einstellen in feuchte Kammern gesorgt wird. Ein gleiches ist ja auch schon für andere Organismen bekannt.

## II. Verhalten der Rosahefe auf verschiedenen Nährböden.

### 1. Gekochte Kartoffelscheiben.

Die Kartoffel ist für die rote Hefe ein günstiger Nährboden; ihre Vermehrung geht hier, wenn auch durch die Einwirkung der

verschiedenen Temperaturen nicht unwesentlich beeinflußt, mit Regelmäßigkeit vor sich. Die Farbe der Kulturen ist ein lebhaftes Korallenrot.

Die anfangs vereinzelten Kolonien vereinigen sich in wenigen Tagen, zeigen lebhaftes und stetiges Wachstum und stellen nach ungefähr zwei Wochen die Vermehrung nach und nach ein. Ältere Kulturen ähneln daher einander in ihrem Aussehen, auch wenn anfangs bedeutende Unterschiede in der Schnelligkeit ihrer Entwickelung zu beobachten waren. Auf der Oberseite der Kartoffelscheiben bildet die Hefe, besonders bei niederer Temperatur (6°—15°), gekröseartige Windungen (siehe Abbildung 1), an den senkrechten Flanken der Stücke erscheinen nur glatte Decken.

Bald ist das ganze Kartoffelstück von roter Hefe durchsetzt, am Boden des Gefäßes lagert sich eine glänzende, schleimartige Masse ab, und auch die Wände des Glases zeigen einen Überzug von mattem Aussehen.

Die Zellen sind rund oder oval und liegen einzeln oder zu zweien, seltener dreien, vereinigt. Nur bei höherer Temperatur lösen sich die Sproßglieder nicht voneinander, so daß lange Ketten entstehen, auch bilden sich Involutionsformen von bizarrer Unregelmäßigkeit infolge nicht durchgeführter Abschnürung (Tafel, Figur 3).

Der Inhalt der Zellen erscheint anfangs trüb, homogen; am zweiten Tage zeigen sich bereits ein bis zwei sehr stark lichtbrechende Tropfen, die sogenannten Ölkörperchen. Bei Einwirkung von 50-prozentiger Alkannalösung nehmen sie eine rosenrote Färbung an. Die Lage der Tröpfchen ist für den Fall, daß sich nur eines in der Zelle befindet, zentral. Das gilt für alle rundlichen Zellen (Tafel, Figur 4 in der Mitte). In den ovalen dagegen, die die Mehrheit bilden können, sind oft zwei an den entgegengesetzten Polen gelagerte Tröpfchen vorhanden. Bald nach ihrem Erscheinen enstehen in dem homogenen Plasma der Zelle größere und kleinere Granulationen, die oft in solcher Menge auftreten, daß sie der Zelle ein vorwiegend körniges Aussehen verleihen. Wenn die Kultur mehrere Tage alt ist, treten auch Vakuolen in veränderlicher Zahl auf (Figur 4). Oft verschmelzen sie mit einander und füllen die Zelle fast vollständig aus. Dann sind auch die Körnchen weniger sichtbar, und das Plasma bildet nur einen dünnen Wandbelag.

An lebenden Zellen sind die Kerne nicht zu erkennen; Cohns gegenteilige Angaben beruhen offenbar auf Verwechslung mit den Ölkörperchen. Auch an fixiertem und gefärbtem Material bleiben die Zellkerne schwer nachweisbar. Unsere Befunde konnten bisher noch nicht so gesichert werden, daß ihre Mitteilung ratsam wäre.

Im Gegensatz zu Laurent, Broult und Loeper[1]) konnten wir Glycogen in den Zellen mittels der Jodjodkalium-Reaktion nicht nachweisen. — Über den Sitz und die Natur des der Rosahefe eigentümlichen Farbstoffes wurde nichts Neues ermittelt.

Um die Kardinalpunkte der Temperaturkurve für die Rosahefe festzustellen, wurden Kartoffelscheibenkulturen bei sechs verschiedenen Temperaturen aufgestellt. Sie zeigten dabei folgendes Verhalten:

1. Bei 0°, unmittelbar auf Eis im Eisschrank, ging die Vermehrung sehr langsam, aber doch deutlich vor sich, während eine zum Vergleiche herangezogene Preßhefe gar nicht wuchs. Die Zellen der Rosahefe hatten runde Form und blieben sehr klein und inhaltsarm.

2. Bei 2°, im Eisschrank, zeigte sich bereits am dritten Tag ein glänzender Belag, der an Ausdehnung rasch zunahm. Nach acht Tagen begann die Oberfläche bei korallenroter Färbung geschlängelte Windungen zu zeigen, welche sich allmählich höher und höher wölbten. (Auch bei dieser Temperatur ließ die Preßhefe kein Wachstum erkennen.) — Die Vacuolen in den Zellen blieben klein, Granula waren in großer Zahl vorhanden. Einige Kulturen, die über einen Monat alt waren, zeigen eine Umfärbung in Bläulichrosa, andere in Lachsfarbe; die Vermutung, daß es sich um verschiedene Rassen handelte, bestätigte sich jedoch nicht, da von den abweichenden Kulturen abgeimpfte Proben wieder das normale Aussehen darboten.

3. Bei 6—7° ist nach zwei Tagen ein glänzender Belag von lebhafter Farbe vorhanden. Seine Ausdehnung nimmt auch hier schnell zu. Nach acht Tagen weisen die Zellen auffallend große Vakuolen auf, die ihnen ein blasig aufgetriebenes Aussehen verleihen. Die Zellen sind rund, teils liegen sie einzeln, teils in kettenartigen Verbänden. Die Sprossung geht lebhaft vor sich. Nicht selten begegnet man Zellen, an denen mehrere Sprossungen gleichzeitig auftreten („Kronenbildung"). Vereinzelte Involutionsformen zeigen sich nach acht Tagen. Auch hier bekommt der Überzug auf der oberen Schnittfläche des Substrates die oben beschriebenen gehirnartigen Windungen.

4. Bei 15° hat der Belag ein weiches, samtartiges Aussehen, seine Farbe ist kräftig rosa. In den ersten Tagen vergrößert er sich am schnellsten und bildet auch hier gehirnartige Windungen, aber mit matter Oberfläche. (Bierhefe zeigt bei dieser Temperatur schon nach einem Tage Zunahme, aber ihr Wachstum bleibt langsam.) Die Zellen sind rund und treten meist in Verbänden auf. Eine große Vakuole und, in deren unmittelbarer Nähe, mehrere stark lichtbrechende Körperchen bilden die auffälligsten Inhaltsbestandteile der Zelle. Der übrige Raum ist von unregelmäßig im Plasma verteilten Granis erfüllt.

---

[1]) Vgl. Lafar, IV, S. 298.

5. Bei 30° konnte nach einem Tage schon reichliche Vermehrung festgestellt werden, und nach weiteren zwei Tagen war die ganze Kartoffel von Hefen durchwuchert. Der Überzug hatte auch bei dieser Temperatur ein samtartiges Aussehen. Eine Menge Involutionsformen waren entstanden. (Die weiße Hefe wächst nun auch auf den Kartoffelscheiben, aber merklich langsamer als die rote.)

6. Bei 45—47° erschienen auf der einen Tag alten Kultur kleine Kolonien von schmutzig bräunlicher Farbe. In den nächsten Tagen war keine beträchtliche Zunahme festzustellen; nach acht Tagen waren alle Zellen tot. Ebensowenig vertrug die weiße Hefe diese Temperatur.

Somit liegt für die Rosahefe das Temperaturoptimum auf Kartoffeln zwischen 6° und 15°, das Minimum unmittelbar über dem Gefrierpunkt, das Maximum etwa bei 47°.

## 2. Das Wachstum auf einigen anderen Nährböden wird durch folgende Tabelle veranschaulicht.

| Nährboden | 2° | 6—7° | 15° | 30° | 45° |
|---|---|---|---|---|---|
| **Birne,** mit Sodalösung gewaschen, mit sterilem Messer im Dampfkasten zerschnitten. | In 3 Tagen kaum gewachsen. | Desgl. | Leidliches Wachstum, kein Eindringen in die lebenden Zellen. | Anfangs schwach, nach d. Absterben zahlreicher Birnenzellen reichlich. | Schwache Vermehrung, nach 3 Tagen Absterben. |
| **Apfelsine.** Behandlung wie vorher. | — | Langsames Wachstum. | Üppiges, aber nicht andauerndes Wachstum auf dem ausgetretenen Saft. | Auf den Schalen und Schnittflächen der Kerne in 9 Tagen leidliches Wachstum. | — |
| **Citrone.** | Auf dem saftigen Fruchtfleisch überhaupt kein Wachstum[1]), auf Schalen, Scheidewänden und Kernen spärlich. | | | | |
| **Banane,** äußerl. sterilisiert, geschält u. zerteilt. | — | Bestes Gedeihen, im ganzen spärlich. | — | — | — |
| **Feigen,** getrocknete, mit Wasser sterilis. | Spärliches Wachstum. | | | | |
| **Weintrauben,** roh, mit abgezogener Schale. | Ausgetretener Saft guter Nährboden, auch für Saccharomyces cerevisiae. | | | | |
| **Rote Rübe,** roh. | Sehr geringes Wachstum, Belag trocken und spröde. | | | | |

[1]) Citronensäure als Zusatz zu künstlichen Nährlösungen erwies sich dagegen überall als günstig.

| Nährboden | 2° | 6—7° | 15° | 30° | 45° |
|---|---|---|---|---|---|
| **Rote Rübe,** gekocht. | Bei allen Temperaturen guter Nährboden. | | | | |
| **Mohrrüben,** gekocht. | Nach 4 Tagen Wachstum. Zellen einzeln liegend, rund mit großer, fetthaltiger, Vakuole. | Nach 2 Tagen ist die Vermehrung deutlich. Zellen rund, einzeln, groß. | Glänzender Belag nach 24 Stunden; lebhaftes Wachstum, Obstgeruch. (Auch weiße Hefe entwickelt sich gut, wenn auch schwächer.) | Wie bei 15°. (Weiße Hefe wie bei 15°.) | Schwache Vermehrung, dann Verfärbung, Eingehen nach 8 Tagen. (Weiße Hefe stirbt nach 3 Tagen ab.) |

Von den geprüften natürlichen Nährböden erwies sich also die Mohrrübe als der günstigste. Es ist ersichtlich, daß der Wassergehalt des Nährbodens für das Gedeihen der roten Hefe von großem Einfluß ist; saftigere Nährböden werden stark bevorzugt. Der Zuckergehalt spielt keine große Rolle, schwach saure Nährböden sind günstig, stärker saure ungeeignet; hoher Eiweißgehalt ist erforderlich.

### 3. Künstliche, feste Nährböden.

Brot, in heißes Wasser getaucht und in sterilen Deckelschalen ausgelegt, zeigte sich als ein recht ungeeignetes Substrat für die Kulturen. Als nach fünf Tagen noch keine sichtbare Vermehrung der Rosahefe aufgetreten war, wurden die Brotscheiben mit Erbsendekokt, Malzextraktlösung oder einer künstlichen Nährlösung (Pepton 1%, Dextrose 5%, Kaliumphosphat 0,3%, Magnesiumsulfat 0,2%) begossen. Erst nach weiteren fünf Tagen machten sich bei einer Kultur, die Malzextraktzusatz erhalten und bei 6° gestanden hatte, die ersten Zeichen von Wachstum bemerkbar. Die Farbe der Kolonien, die dauernd isoliert blieben, war auffallend dunkel. — Die Preßhefe gedieh auf Brot ziemlich gut; sowohl bei 6°, wie bei Zimmertemperatur, und bei 30° war nach drei bzw. zwei Tagen deutliche Zunahme zu konstatieren; am besten sagte die höchste Temperatur zu. Die Kolonien sahen trocken und kreideweiß aus.

Torfstücke, die sterilisiert und mit Nährlösung getränkt waren, erwiesen sich womöglich als noch ungeeigneter. Auf ihnen trat gar kein Wachstum auf, nur in der am Boden des Gefäßes angesammelten Flüssigkeit entwickelte sich die Hefe. (Preßhefe gedieh ebensowenig.)

Gebrühter Palmkernkuchen, bekanntlich für manche Schimmelpilze ein sehr guter Nährboden, wird von der Rosahefe gleichfalls vollständig verschmäht. Dagegen wachsen rote Hefen auf mit Nährlösung getränkten Gipsblöcken im Reagenzglas bei fast allen Temperaturen, denen sie

ausgesetzt werden. Die Kulturen zeigen ein eigenartiges Wachstumsbild. In der Mitte des Blockes, an der Impfstelle, bilden die Kolonien einen großen, zusammenhängenden Komplex; die übrige gesamte Oberfläche des Blockes ist mit kleinen, einzeln liegenden Kolonien übersät. Die Zellen sind rund, bei 15° gewachsen sehr klein, enthalten Vakuole und glänzende Fettröpfchen. Feste Inhaltsbestandteile sind nicht kenntlich. — Bei 2° wächst rote Hefe auf Gips mit Nährlösung noch, wenn auch schwach. Bierhefe vermehrt sich bei dieser Temperatur nicht mehr. Bei 6—7° schon sehr gutes Wachstum; nach 3 Tagen Kolonien sichtbar, nach 12 Tagen der ganze Gipsblock bewachsen. (Die Bierhefe erscheint erst nach 8 Tagen und bleibt auch weiterhin im Wachstum gegenüber der roten zurück.) Bei Zimmertemperatur hat die rote Hefe schon nach 2 Tagen einen rosa Belag auf dem Gips gebildet, nach 12 Tagen ist die ganze Oberfläche des Blockes bedeckt und erscheint glänzend rosa. Auch bei 30° noch gutes Wachstum, nur wenig ungünstiger als bei Zimmertemperatur. Bei 45° vertrocknet die Hefe auf Gipsblöcken nach wenigen Tagen.

Auf gallertartigem Nährboden gedeiht die rote Hefe bei geeigneter Ernährung ausgezeichnet. Nur eine Zusammenstellung von Kartoffeldekokt und Agar hat sich nicht bewährt. Gelatine erweist sich im allgemeinen günstiger als Agar.

Auf Koch'scher Fleischwasser-Pepton-Gelatine findet man schon nach wenigen Stunden lebhaftes Sprossen (Abbildung 5) und erhält in wenigen Tagen stattliche Kulturen. Die hier meist großen Zellen bleiben zum Teil in Sproßverbänden vereinigt. Anfangs ziemlich gleichförmig, werden die Zellen später in Größe und Form außerordentlich verschieden.

Auf Gelatine wie auf Agar findet man an älteren Kulturen nur die mittleren Partien von schleimig-glänzendem Aussehen, während sich am Rande, anscheinend infolge geringen Austrocknens, matte samtartige Zonen bilden. Die feucht glänzende Masse besteht aus normalen Zellen, die sammetartige dagegen führt stets mehr oder weniger reichlich Riesenzellen. Von diesen haben einige bei Vergrößerung auf etwa den doppelten Durchmesser die ovale Gestalt beibehalten und führen neben einer auffallend großen Vakuole nur einen dünnen Belag stark glänzenden Protoplasmas; andere sind wurstartig verlängert und umschließen 3—6 oder noch mehr Vakuolen in perlschnurartiger Anordnung (Abbildung 6). Während die ovalen Riesenzellen das Vermögen zu sprossen anscheinend verloren haben, ist es bei den wurstförmigen nur eingeschränkt. Sie sind es auch, welche zu den eigentlichen Involutionsformen überleiten. Man findet diese nur in recht auffallenden federartigen Aussprossungen alter Kulturen (Tafel, Fig. 2), hier aber oft so reichlich, daß neben ihnen

die normalen und die Riesenzellen stark zurücktreten[1]). Die Involutionen (Abbild. 3 u. 7) zeichnen sich aus durch einen geringeren Durchmesser, aber weit bedeutendere Länge, als wir sie bei den Riesenzellen fanden; auch sind sie reichlich mit Sprossungen versehen, die manchmal die bekannte Kronenbildung zeigen. Die Involutionsformen sind — wie bei manchen Bakterien — nicht als Zellenindividuen, sondern als Verbände aufzufassen, deren Glieder teils fast vollständig abgeschnürt, teils nur durch leichte Einschnürungen markiert sind; auch glatte Querwände treten häufig auf (Tafel, Fig. 3). Auf frische Nährböden übertragen, halten sich die Involutionen durch zwei Kulturen, gehen aber weiterhin erst in Riesenzellen, zuletzt in normale über.

Übrigens ist es wohl nicht der Wassermangel an sich, welcher die Bildung der Involutionsformen anregt, als vielmehr die durch ihn verhinderte Diffusion, durch die eine Anhäufung der Stoffwechselprodukte unserer Hefe bedingt wird. Dies wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß es gelang, ganz entsprechende Involutionsformen in kurzer Zeit durch Zusatz eines Giftes zu erzielen. Diese Versuche wurden in Nährflüssigkeiten ausgeführt. Auch Temperaturen nahe dem Maximum ließen auf den verschiedensten Nährböden Involutionsformen entstehen.

Erbsen-Gelatine[2]) ist ein günstiger Nährboden, auf welchem die Zellen sich normal entwickeln. (Weiße Hefe bildet schon in einem Tage kleine Kolonien, welche Spuren von Gasbildung zeigen.)

Erbsen-Agar[3]) läßt die Rosahefe gleichfalls gut gedeihen. (Weiße Hefe bildet bei 15° und 30° kleine Rasen.) Bei höherer Temperatur treten neben normalen Zellen solche von den verschiedensten Gestalten auf. Bei 45° ist erst nach 8 Tagen Vermehrung zu konstatieren; alle Kolonien sind untergetaucht — an der Oberfläche ist es wohl zu trocken — und haben ihre schöne rote Farbe eingebüßt. Die Zellen sind sehr klein und lassen auch mit der Alkannareaktion keine Ölkörper erkennen.

Auf Fleisch-Pepton-Agar zeigt sich das Wachstum in einem Tage; die Zellen haben normales Aussehen. Auf Stärkeagar erscheinen die Kolonien in drei Tagen. — Pilzdekokt-Gelatine, aus getrockneten Steinpilzen hergestellt, ist ein sehr guter Nährboden für die Rosahefe.

---

[1]) Will (Vergleichende Untersuchungen an vier untergärigen Bierhefen, Zeitschr. f. d. ges. Brauwesen, Jahrg. 25, S. 241) hat an Riesenkolonien auf 10% Gelatine schon nach 3 Tagen ähnliche fransenartige Aussprossungen („Ströme") erhalten, in welchen sich wurstförmige Zellen fanden, während sie im Zentrum der Kolonie normal geblieben waren.

[2]) 25 g Erbsen auf 1 l Wasser im Autoklaven gekocht, filtriert und mit 10% Gelatine versetzt.

[3]) Wie oben, aber 1% Agar-Zusatz.

### 4. Flüssige Nährmedien.

In künstlichen Nährlösungen war das Wachstum nie so üppig, wie auf den besten festen Substraten; günstiger sind Dekokte geeigneter Vegetabilien. Die Hefe bildet an der Oberfläche dünne und nicht zusammenhängende Häute, welche sich an der Wand des Gefäßes emporziehen, und daneben einen mehr oder minder reichlichen Bodensatz. An den Glaswänden sind abnorm gestaltete Zellen häufig; in den Häuten finden sich viele längliche, im Bodenbelag meist normale runde Zellen. In Rücksicht auf das große Sauerstoffbedürfnis der roten Hefe wurden die Nährlösungen in dünner Schicht in Erlenmeyerkölbchen dargeboten; in tieferer Schicht im Reagenzglase ergaben sie sehr langsames Wachstum.

Nährlösung 1. Pepton 1 %, Dextrose 5 %, $KH_2PO_4$ 0,3 %, $MgSO_4$ 0,2 %. Kultur im Reagenzglase.

| Temperatur | Rote Hefe | Preßhefe |
|---|---|---|
| 2° | Keine Zunahme. | |
| 6—7° | Es entsteht ein Bodensatz, nach 6 Wochen stellt sich auch ein Wandbelag ein, dessen Zellen große Verbände und viele Involutionen bilden. | Bodensatz. |
| Zimmertemperatur. | Aus der sich trübenden Flüssigkeit scheiden sich teils Flocken, teils ein Bodensatz ab. An der Oberfläche entsteht ein dünnes, gefälteltes Häutchen, das nach 8 Tagen in einen hauchartigen Wandbelag übergeht. — Die Zellen mit wenigen, unregelmäßigen Vakuolen, reichliche Granulationen. | Trübung der Flüssigkeit, sodann Bildung eines Bodensatzes, einer Oberflächenhaut und eines dünnen Wandbelages. Zellen von normaler Gestalt. |
| 30° | Starkes Wachstum, Bodensatz und Wandbelag. | Starkes Wachstum, lebhafte Gärung. |

Nährlösung 2. Angesäuerte Malzextraktlösung; Kultur im Reagenzglase.

Dieser Nährboden erweist sich als ungünstig. Bei 2° bildete sich nur ein dünner Bodensatz, dessen Zellen wenige, aber große Vakuolen führten. Bei 7° trat auch ein dünner Wandbelag aus isoliert bleibenden Kolonien auf. (Preßhefe bildete bei 6—7° einen Bodenbelag, bei Zimmertemperatur trat leichte Gärung ein, wobei sich die Flüssigkeit trübte.)

Viel besser, als in Reagenzgläsern, gedeiht die Rosahefe in Erlenmeyerkölbchen. Dort steht ihr, wenn die Nährlösung den Boden nur in dünner Schicht bedeckt, viel Sauerstoff zur Verfügung, dessen sie als stark aërobe Art bedarf; Kölbchenkulturen geben daher auch ein richtigeres Bild vom Nährwert der gebotenen Flüssigkeiten, als Reagenzglaskulturen. Dekokte von Mohrrüben, Apfelsinenschalen, Korinthen, Feigen, Erbsen und roten Rüben, sowie Apfelsinensaft und

Malzextraktlösung wurden erprobt, und alle lieferten gute Resultate, auch für Preßhefe. Hohe Temperaturen (30°) wirkten besonders günstig, aber auch bei Zimmertemperatur war das Wachstum noch gut, während es bei 6—7° merklich geringer war. Meist entstand nur ein Bodensatz, bei Verwendung von Apfelsinensaft aber auch ein Häutchen, das sich bei Schütteln nur schwer zerteilen ließ. Einige der genannten Dekokte wurden getrübt, so das von Korinthen und Feigen, ebenso der Apfelsinensaft (Korinthendekokt wurde von Preßhefe dunkelbraun gefärbt; in allen Nährflüssigkeiten bildete diese Hefe nur Bodensatz). Die mikroskopische Untersuchung ergab durchweg normale Zellen von eirunder Form mit 1—2 Ölkörperchen; infolge lebhafter Sprossung hatten sich Anhäufungen von Hefezellen gebildet.

In einer künstlichen Nährlösung — 1 g Pepton, 0,3 $KH_2PO_4$, 0,2 $MgSO_4$ und etwas Zitronensäure in 100 Teilen Wasser — vermehrte sich die Rosahefe bei Zimmertemperatur sehr üppig. Es war dieses das einzige künstlich zusammengestellte Substrat, das an Nährwert den natürlichen Pflanzensäften und Dekokten gleichkam; offenbar war es der Gehalt an höheren Abbauprodukten des Eiweißes, der dieses gute Gedeihen ermöglichte. An der Oberfläche der Nährflüssigkeit bildete die Rosahefe anfangs kleine Inselchen, die später zu Boden sanken und hier einen lockeren Satz darstellten. Der Wandbelag trat erst später, nach etwa 14 Tagen, auf.

Wurde statt des Pepton 1% Asparagin gegeben, so zeigte sich anfangs wenig Vermehrung, doch nach acht Tagen wurde die Entwickelung lebhafter. Immerhin blieb die Endmenge beträchtlich hinter der Peptonkultur zurück, und auch die Farbe war matter.

Endlich wurde eine Nährlösung dargeboten, welche aus 1000 g Erbsendekokt, 400 g Rohrzucker und 40 g Ammoniumnitrat bestand. Von dieser wurden 10 Verdünnungen, je um $^1/_{10}$ der vorhergehenden gegeben. In allen trat langsames, aber stetiges Wachstum auf; in den mittleren Konzentrationen war die Vermehrung relativ am üppigsten, aber gerade hier zeigten sich besonders zahlreiche Involutionsformen, ein Beweis dafür, daß diese Nährlösung der Rosahefe wenig zusagt.

Überblicken wir noch einmal die Resultate, die unsere Versuche über die Ernährung der Rosahefe gezeitigt haben, so können wir sagen, daß die Haupterfordernisse für ein üppiges Gedeihen neben genügender Feuchtigkeit des Substrates ein reichlicher Sauerstoffzutritt und besonders gute Stickstoffernährung sind, daneben natürlich günstige Temperaturbedingungen und ein nicht zu großer Säuregehalt des Nährmediums. Unser Organismus stellt, wie uns scheint, ganz besonders große Ansprüche an die Ausgiebigkeit und Assimilierbarkeit seiner N-Quelle — falls er es zu gutem Wachstum bringen soll. Hat er das, so ist seine Vermehrung außerordentlich rasch. Andererseits

aber vegetiert er auch unter ungünstigen Ernährungsbedingungen und ist in beiden Fällen wohl imstande, mit Bakterien einerseits, Schimmelpilzen andererseits, wenn auch in bescheidenem Maße, zu konkurrieren.

Kohlehydrate spielen für diesen Pilz eine untergeordnete Rolle. Zu vergären vermag er sie nicht und unterscheidet sich dadurch wesentlich von den eigentlichen Hefen. In gewissem Zusammenhange damit steht wohl die weitere, ihn von den echten Hefen unterscheidende Tatsache, daß er nur zu aërober Lebensweise befähigt ist.

Da die Rosahefe obendrein in mannigfaltigen und zum Teil gerade darauf abzielenden Versuchen niemals Endosporen zu bilden vermochte, so muß sie wohl aus der Gattung Saccharomyces ausscheiden und der Gattung Torula eingereiht werden. Freilich ist auch diese Gattung, die vorwiegend auf ein negatives Merkmal — die fehlende Sporenbildung — gegründet ist, vielleicht keine einheitliche, und wird von verschiedenen Forschern verschieden umgrenzt[1]). Immerhin ist es nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse besser und richtiger, die Rosahefe mit den übrigen Torula-Arten zu vereinigen, als sie in der Gattung Saccharomyces zu belassen.

Die Diagnose unserer Art, die nunmehr den Namen *Torula glutinis* (Fresenius) Pringsheim und Bilewsky zu führen hat, geben wir im Anschluß an die ursprüngliche Schroetersche Diagnose[2]) wie folgt:

Vegetative Zellen kugelig bis eiförmig, 5—6 μ lang, 4—5 μ breit, einzeln oder in kleinen, leicht trennbaren Sproßverbänden Zellen mit winzigen Granulis oder mit 1—2 größeren Ölkörperchen, ältere auch mit Vakuolen; Zellkern nicht kenntlich. Sporenbildung unbekannt. In größeren Ansammlungen rosa bis korallenrot, unter ungünstigen Verhältnissen auch schmutzig braun.

Wuchsformen: in flüssigen Medien als dünnes Häutchen und als Bodensatz, auf fester Unterlage zunächst in rundlichen Pusteln von 0,5—1 mm Durchmesser, später eventuell zusammenfließend, auf feuchtem Substrat stets glänzend, fast schleimig, auf trocknerem samtartig mattschimmernd. Riesenkolonien auf Kartoffeln zuletzt gekröseartig gewunden. Auf Agar und Gelatine in Strich- und Stichkultur anfangs glattrandig, erst nach längerer Zeit am Rande gewulstete und selbst dendritische Ausbuchtungen treibend.

Abweichungen: Nahe dem Minimum und Maximum der Temperatur sehr kleinzellig. Unter Umständen treten Riesenzellen auf (Durchmesser 10—25 μ), sowie unvollkommen sich trennende, sehr unregelmäßige Sproßverbände (Involutionsformen).

---

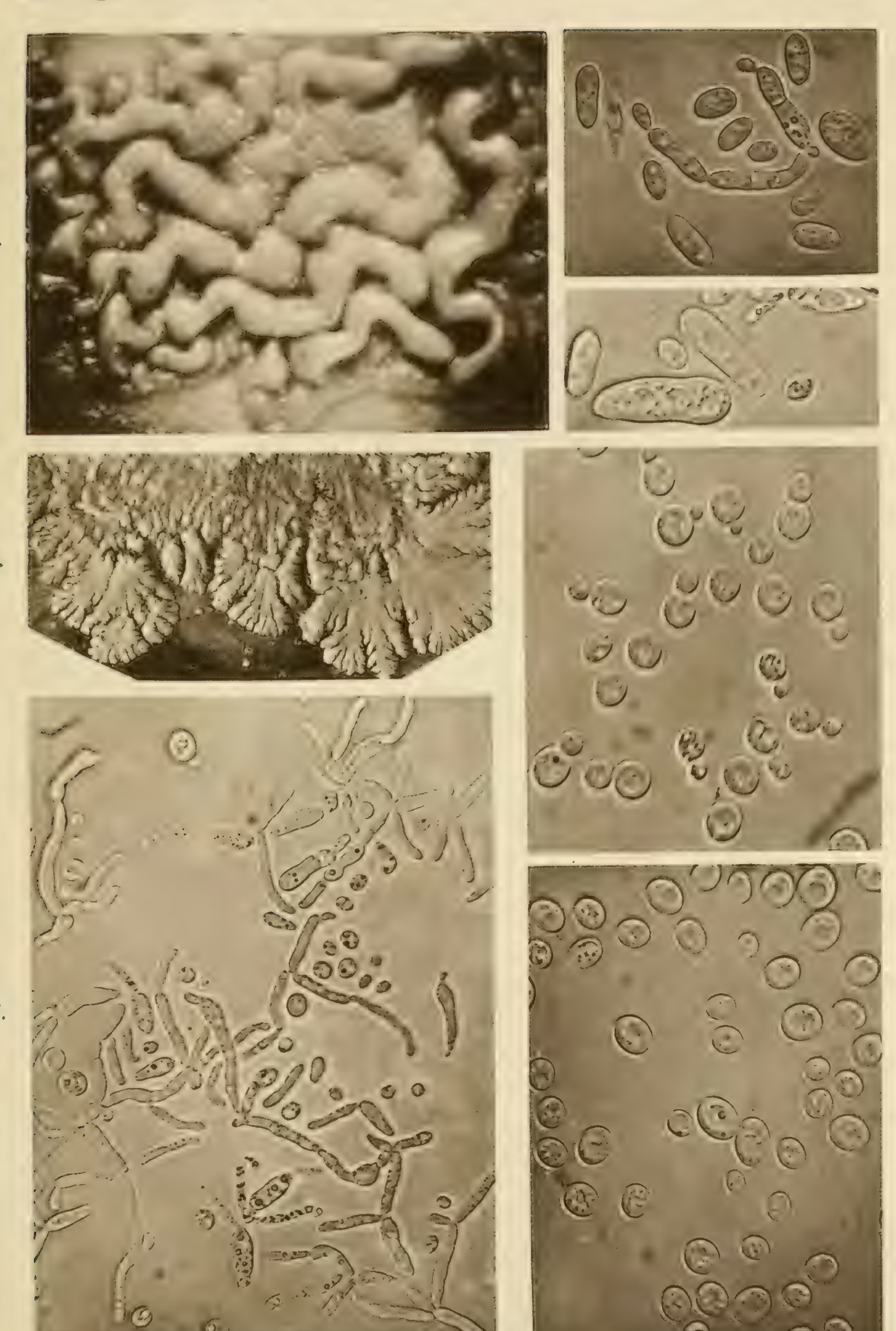
[1]) Vgl. Lafar, IV, S. 280 ff.

[2]) Cohns Kryptogamenflora von Schlesien, III, 2, S. 207.

## Figurenerklärung.

1. Gekröseartig ausgebildete Riesenkultur auf der Oberseite einer Kartoffelscheibe; Vergr. 10.
2. Dendritische Randpartie auf Nährgelatine, alte Kultur mit viel Involutionsformen; Vergr. 20.
3. Involutionsformen aus einer dendritischen Randpartie; Vergr. 1000.
4. Normale Zellen aus einer nicht ganz frischen Kultur. Eine Zelle in der Mitte zeigt noch das Ölkörperchen, in den übrigen haben sich bereits die Vakuolen gebildet; Vergr. 1000.
5. Sprossende Zellen aus frischer Kultur; Vergr. 1000.
6. Riesenzellen aus einer alten Kultur; Vergr. 1000.
7. Abnorme Sproßverbände (Involutionen) aus einer dendritischen Randpartie; Vergr. 500.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.




E. Pringsheim u. H. Bilewsky phot.

Geliefert von Meisenbach Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.



# Beiträge

zur

# Biologie der Pflanzen.

Begründet von

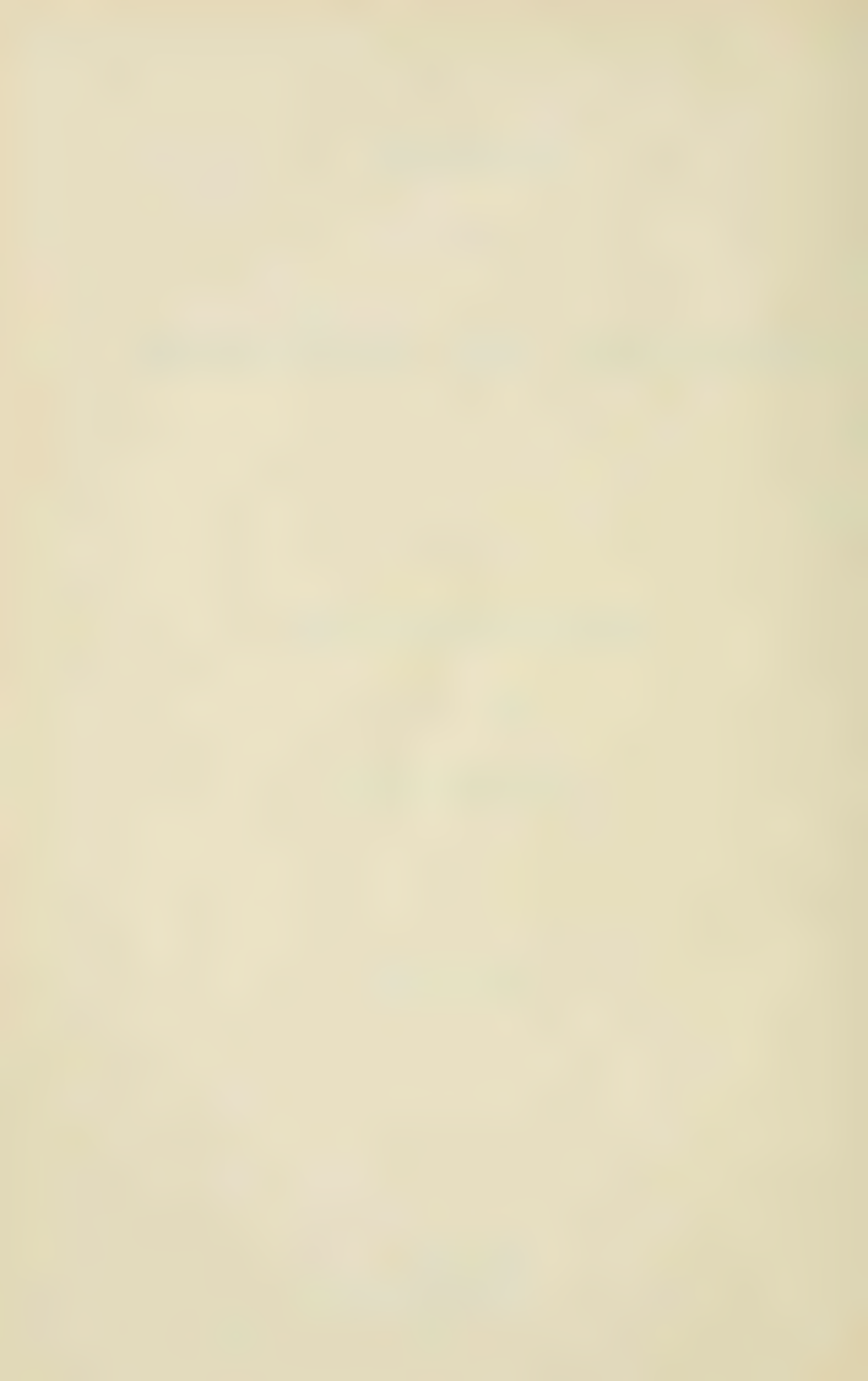
**Professor Dr. Ferd. Cohn,**

herausgegeben von

**Dr. Felix Rosen,**
Professor an der Universität Breslau.

**Zehnter Band. Zweites Heft.**
Mit zwei Tafeln.

**Breslau 1911.**
J. U. Kern's Verlag
**(Max Müller).**



## Inhalt des zweiten Heftes.



# Gefrieren und Erfrieren,

## eine physicochemische Studie.

Von **H. W. Fischer.**

Bemerkung des Herausgebers. Botaniker und Zoologen, welche sich mit dem Problem des Gefrierens und Erfrierens der Zelle beschäftigten, haben immer bemerkt, daß hier zwischen dem Verhalten belebter und unbelebter Kolloide ein Zusammenhang bestehen muß. Die vorliegende Untersuchung bezweckt nun, durch Zusammenstellung des physikalischen wie des physiologischen Materiales die Frage zu entscheiden, ob es sich nur um eine äußere Analogie oder um einen inneren Wesenszusammenhang handelt. Obgleich eine solche Arbeit manches dem Botaniker wohlbekannte rekapitulieren mußte, hielt der Herausgeber ihren Abdruck in einer botanischen Zeitschrift doch für geboten, um so mehr, als einzelne physikalische Seiten schon von Botanikern, auch in diesen „Beiträgen", gestreift worden sind.

Wenn unter der Wirkung niederer Temperaturen in tierischen oder pflanzlichen Geweben Schädigungen eintreten, die ihr Absterben zur Folge haben, so bezeichnet man das allgemein mit Erfrieren. Bei näherem Zusehen aber zeigt sich, daß, wenn auch der äußere Anlaß, die Temperatursenkung, allen Fällen des Erfrierens gemein ist, doch die Ursache des Todes, d. h. die Wirkung der Kälte, keineswegs dieselbe ist. Zunächst nämlich kann die Temperatur so tief sinken, daß die Grenze der Lebensfähigkeit, das vitale Temperaturminimum des Individuums, unterschritten, daß die äußere Temperaturbedingung für eine gewisse Gleichgewichtslage in den verwickelten Reaktionen, deren Summe uns als Leben erscheint, nicht mehr gegeben ist. Eine tiefgreifende Änderung der chemischen Zusammensetzung wird dabei aber — zunächst wenigstens — nicht auftreten. Andererseits kann aber

auch die Temperatur so tief sinken, daß es in den Geweben zur Abscheidung großer Mengen von Eis kommt. Dem Protoplasma wird sein Wasser mehr oder weniger vollständig entzogen, also hier ändert sich die Zusammensetzung des Gewebes durch die Kälte.

Im Folgenden werden wir uns fast ausschließlich mit diesem — dem Erfrieren durch Gefrieren — beschäftigen, dagegen will ich über die Unterschreitung des vitalen Temperaturminimums mich hier sehr kurz fassen. Das Erfrieren über 0 Grad wird wohl nur eintreten bei Organen und Individuen, die sich in ihrer Entwicklung an eine relativ hohe konstante Temperatur (Molisch) angepaßt haben: also bei Pflanzen oder Tieren, die in einem warme Klima leben oder mit einer ausreichenden eigenen Wärmeregulation versehen sind, außerdem noch bei Pflanzenorganen, die sich z. B. in unserem Klima zu einer Zeit des Jahres entwickeln, wo es fast stets warm ist.

Unsere Kenntnisse von der Chemie des Lebens sind nun noch nicht genügend entwickelt, um hier alle Einzelheiten erklären zu können, die allgemeine Ursache muß aber ganz zweifellos folgende sein: In jedem tierischen oder pflanzlichen Organ verlaufen Vorgänge, die so miteinander gekoppelt sind, daß der eine das liefert, was der andere verbraucht. Ändert sich nun die Geschwindigkeit, mit der diese Vorgänge verlaufen, mit fallender Temperatur in verschiedenem Maße, so muß das Gleichgewicht gestört, d. h. das Leben des betreffenden Organismus muß gefährdet werden. Ein sehr instruktives Beispiel dafür verdanken wir Sachs. Dieser fand, daß, wenn man Tabak, Kürbis und Schminkbohne mehrere Tage einer Temperatur von etwa + 3° aussetzt, die Pflanzen zu welken anfangen und schließlich auch absterben. Erwärmt man aber den Boden, in dem sich die Pflanzen befinden, während man ihre oberirdischen Teile derselben Temperatur aussetzt, so bleibt die Pflanze leben. Sachs schließt daraus, daß bei niedriger Temperatur die Wurzeln nicht mehr so viel Wasser aufsaugen können, wie die Blätter durch Ausdünstung verlieren. Nämlich in dem feuchten Boden ist der Dampfdruck des Wassers größer als oben in der meistens nicht gesättigten Luft. So entsteht eine Kraft, die das Wasser nach den Blättern hintreibt[1]. Steigt nun die Bodentemperatur, so wächst der Dampfdruck und damit die Kraft, die das Wasser nach den Blättern treibt.

Eine ganz ähnliche Überlegung erklärt auch Müller, warum die warmen Strahlen der Wintersonne so oft gefrorene Bäume töten.

Hupfauf (Müller-Thurgau) berichtet darüber z. B. „Am 1. Februar d. J., einem klaren, windstillen Tage, trat hier ein rascher

[1] Vgl. E. Askenasy, Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens. Verhandl. d. naturh. med. Vereins zu Heidelberg, Bd. V, 1896. Näheres bei Nernst, Theoretische Chemie, II. Aufl. 1898, S. 165.

Wechsel von der Kälte zur Wärme ein, so daß das Thermometer nachmittags an sonnigen Orten bis auf + 10° stieg. Die Wirkung äußerte sich auf die Nadeln der Kiefern und Fichten in folgender Weise: Auf freien Flächen, namentlich an sonnigen Hängen und Plätzen, waren an Fichtenpflanzen verschiedenen Alters an deren Südseite die jüngsten Triebe ganz oder teilweise vom Frost verbrannt, während die auf der Nordseite stehenden Triebe meistens unversehrt blieben. Eine Fichtenhecke von ca. 3 km Länge — von Ost nach West ziehend — war auf der Südseite vollständig rot, auf der Nordseite aber intakt".

Da sich die Nadeln mit ihrer großen Oberfläche und kleinen Masse viel schneller erwärmen müssen wie der gefrorene Boden, so wird das Dampfdruckgefälle umgekehrt, der Saftstrom müßte jetzt von den Nadeln in den Boden fließen. Also müssen die erwärmten Partien rasch verdorren und zugrunde gehen[1]).

In der Regel aber liegen die Verhältnisse leider nicht so einfach wie bei den hier angeführten Beispielen, denn die gekoppelten Vorgänge sind oft chemische Reaktionen mit verschiedenen Temperaturkoeffizienten. Dann kann es leicht zum Verschwinden lebenswichtiger Stoffe oder zur Anhäufung giftiger Stoffe kommen. Wenn man z. B. Kaninchen durch kalte Bäder oder Luft abkühlt, so findet man schon nach wenigen Stunden das Glykogen aus der Leber bis auf Spuren verschwunden[2]). Nun sollte man bei Warmblütlern die allerhöchste Empfindlichkeit gegen ein Sinken der Körpertemperatur erwarten. Aber sie zeigen sich in dieser Hinsicht ganz überraschend widerstandsfähig. So wirkt z. B. erst eine Abkühlung von zirka 19 Grad tödlich auf ausgewachsene nicht winterschlafende Tiere, während junge Tiere, z. B. Hunde, bis auf 5° C., Winterschläfer sogar noch etwas unter den Gefrierpunkt abgekühlt werden können. Da sich aber gewisse Mengen von Stoffen bilden oder verschwinden müssen, so muß die niedrige Temperatur längere Zeit einwirken, um zu töten, wie besonders aus den Versuchen von Molisch deutlich hervorgeht. Beim Gefrieren aber — wie wir sehen werden — ist es nur nötig, daß eine sehr kurze Zeit lang eine bestimmte Temperatur erreicht wird. Des-

[1]) Weitere Literatur über das Erfrieren der Pflanzen über 0 Grad bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, Leipzig 1904, S. 298, und Molisch.

[2]) Literatur Bunge, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Leipzig 1905, I, 304; II, 508. Daß durch Koppelung zweier vollkommen stetiger Vorgänge unter Umständen ein recht unstetiger Verlauf entstehen kann, soll folgendes Modell illustrieren: In einem Ofen befinden sich eine Anzahl von Thermoelementen und eine Röhre. Der von den Thermoelementen gelieferte Strom dient zur Bereitung von Knallgas, das in die Röhre geleitet und dort wieder zu Wasser verbrannt wird. Nun wächst die Reaktionsgeschwindigkeit zwischen Wasserstoff

wegen unterscheiden Matruchot und Molliard mit Recht: „le mort lent par le froid und le mort rapide par le gel“. Da nun chemische Reaktionen bei keiner Temperatur zum vollkommenen Stillstand kommen, so ist es natürlich auch möglich, daß weit unter 0 Grad unterkühlte oder gefrorene Gewebe auf diese Weise zugrunde gehen[1]).

Ich wende mich jetzt zum Erfrieren durch Gefrieren zurück. In der Regel gehen die beim Gefrieren einer Flüssigkeit auftretenden Veränderungen vollständig zurück. Quecksilber hat bei 15° stets dieselben Eigenschaften, ganz unabhängig davon, ob es ein oder mehrere Male vorher auf z. B. — 100° abgekühlt worden ist. Bringe ich dagegen einen Froschmuskel zum Gefrieren, kühle ihn auf — 5° ab und erwärme ihn dann wieder auf + 15°, so zeigt der Muskel keineswegs mehr das Verhalten, wie er es vor der Abkühlung gezeigt hat; er hat z. B. die Eigenschaft, sich auf einen elektrischen Reiz zusammenzuziehen, verloren. Er muß also an irgend einer Stelle während des Gefrierens eine unumkehrbare, eine irreversibele Veränderung erlitten haben.

Die Annahme, die bis etwa in die achtziger Jahre des vorigen Jahrhunderts hinein herrschend gewesen ist, war, daß diese beim Auftauen nicht wieder zurückgehende Veränderung eine grobmechanische sei, d. h. daß die Zellen beim Gefrieren gesprengt würden. Doch trat dem Göppert schon 1830 in seinem Werke über die „Wärmeentwicklung in den Pflanzen“ entgegen: „Auch die verschiedensten Kältegrade, 1° bis 40°, bei denen die Pflanzen erstarren, ebenso Wärmegrade, 1° bis 50°, bei denen sie auftauen, und die größte in möglichst kurzen Zwischenräumen stattfindende Abwechselung dieser Extreme bringen gar keine Veränderung in der Struktur der Zellen hervor; immer zeigen sie sich unverletzt“. Dann zeigte Nägeli, daß durch Gefrieren abgetötete Zellwände sich zwar wie tote, aber auch wie unverletzte, dichte Membranen verhalten. Wie sollten auch die hochgradig elastischen Wände durch eine so geringe Ausdehnung ihres Inhaltes gesprengt werden? Auch Sachs kam zu derselben Ansicht. Nun hätte man immer noch denken können, daß, wenn auch nicht

---

und Sauerstoff unverhältnismäßig viel schneller mit steigender Temperatur an, wie die elektromotorische Kraft der Thermosäule. Es wird also nur einen ganz eng begrenzten Temperaturbereich geben, bei dem sich in der Röhre erhebliche Massen Gas vorfinden, steigt die Temperatur höher, so wird das entwickelte Gas fast momentan verbraucht, sinkt sie, so wird die Röhre durch das sich anhäufende Gas zerschmettert werden. Bekanntlich kommen auch Entzündungspunkte und anderes mehr auf ganz ähnliche Weise zustande.

[1]) Einige Beispiele bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Literatur bei Bunge, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, I. Bd., S. 304, II. Aufl. 1905, besonders Al. Horvath, Beitr. zur Lehre über den Winterschlaf, Würzburg, Stahelsche Buchhandlung, 1878.

die Zellwände, so doch die Struktur des Protoplasmas durch die wachsenden Eiskristalle zerrissen werden. Doch zeigte dann Müller-Thurgau, „daß wenigstens unter gewissen Umständen innerhalb der Zellen sich kein Eis bildet, sondern daß die ersten Eiskristalle auf der Oberfläche der Zellhäute in den Intercellularräumen auftreten, daß dieselben bei ihrem weiteren Wachstum die Intercellularräume durch Spaltung der Zellwände vergrößern". Damit war der „traumatischen" Theorie des Erfrierens der Boden entzogen. Also ist die Ursache des Erfrierens nicht darin zu suchen, daß das Wasser gefriert, sondern darin, daß es ausfriert, d. h. den Geweben entzogen wird.

Wir müssen jetzt versuchen, einen begrifflichen Zusammenhang zwischen dem Erfrieren und einer Gruppe von besser erforschten Vorgängen aufzufinden. Dazu müssen wir zunächst fragen: Welche Systeme haben die Eigenschaft, beim Gefrieren irreversibele Veränderungen zu erleiden? Darauf läßt sich eine ganz allgemeine Antwort geben: Alle Systeme, die in irgend einer Hinsicht metastabil sind, deren Metastabilität durch das Gefrieren aufgehoben werden kann. Z. B. wird eine bei 15° übersättigte Salzlösung, die man erst vollständig hat gefrieren und sich dann wieder auf 15° hat erwärmen lassen, nicht mehr so viel Salz gelöst enthalten, wie vorher. Da nun tierische oder pflanzliche Gewebe große Mengen von Kolloiden enthalten, welche — wie bekannt — in höchstem Grade die Neigung haben, irreversible Veränderungen durchzumachen, so werden wir kaum fehlgehen, wenn wir in der Metastabilität der Plasmakolloide die Ursache suchen. Wir müssen also zunächst die Veränderungen kennen lernen, die Kolloide dadurch erleiden, daß ihnen durch Gefrieren oder auf anderen Wegen das Wasser entzogen wird.

# I. Hauptteil.

## Vom Erfrieren der Kolloide.

### 1. Die Ergebnisse der qualitativen Versuche.

#### A. Einleitung.

Seit Hardy teilt man die kolloidale Sole je nach ihrem Verhalten beim Eintrocknen in reversible und irreversible ein. Eingetrocknete, reversible Solen lassen sich durch einfaches Befeuchten mit Wasser, vielleicht unter Erwärmen, wieder in Lösung bringen, irreversible aber nicht. Während die irreversiblen Hydrosole in ihrem Verhalten den Suspensionen nahe stehen und sich theoretisch mit Erfolg als solche behandeln lassen, nähern sich die reversiblen in ihrem Charakter mehr und mehr den wahren Lösungen. Nicht etwa, als ob eine schroffe Kluft die beiden Gruppen trennte, es existieren alle möglichen Schattierungen und Übergänge, vom kolloidalen, zerstäubten Platin angefangen, bis hinüber zum Tannin. Ja, es kann derselbe Stoff je nach seinem Gehalt an „Schutz“ oder schützendem Elektrolyten alle Abstufungen der Eigenschaften annehmen. So z. B. gewinnt Thoriumhydroxydhydrosol, das unter gewissen Umständen unlöslich, d. h. irreversibel ist, durch Salzsäurezusatz eine ganz überraschende Ähnlichkeit mit Gummilösung[1]).

Wir werden nun finden, daß sich die Substanzen beim Gefrieren ähnlich verhalten wie beim Austrocknen. Ich werde also die Versuche nach der Irreversibilität der beim Gefrieren eintretenden Veränderungen anordnen.

#### B. Qualitative Versuche über das Gefrieren der Kolloide.

Den Suspensionen stehen bekanntlich die ultramikroskopisch auflösbaren Metallhydrosole in ihren Eigenschaften am nächsten. Wie ein Platin- oder Goldhydrosol nach dem Austrocknen nicht mehr in Lösung geht, so wird es auch durch Ausfrieren glatt gefällt. Doch selbst diese irreversibelsten Hydrosole werden durch die Gegenwart von Eiweißstoffen löslich und gefrierbeständig (Bredig), wie auch Versuche bei den Silberpräparaten Collargol, Protargol und Lysargin

---

[1]) A. Müller, Zeitschr. für anorg. Chemie, 57, 311.

zeigen. Von diesen setzt Collargol schon beim Stehen wie beim Zentrifugieren ab, während Lösungen der beiden andern sehr dunkel gefärbt, stark trübe und hochgradig optisch inhomogen sind. Beim Gefrieren wird das Silber auf kleine Haufen zusammengehängt, die dann die klare Eismasse unregelmäßig durchsetzten, doch gibt dieses äußerst inhomogene Gebilde beim Auftauen eine unveränderte Lösung (O. Bobertag, K. Feist, H. W. Fischer).

Die kolloiden Sulfide, deren Sole ja größtenteils auch noch ultramikroskopisch auflösbar sind, lassen sich dagegen schon bis zu einem gewissen Grade durch chemische Einwirkungen schützen. Zwar werden Quecksilbersulfid (Lindner und Picton) und Arsensulfid durch Gefrieren noch glatt gefällt, wobei letzteres, wenn das Sol sehr konzentriert ist, nach H. Winter in eine rote Modifikation übergehen soll. Ich habe diese Umwandlung bei einer allerdings sehr verdünnten Lösung nicht beobachten können. So stark nun auch kolloide Hydroxyde durch die Gegenwart von mehrwertigem Alkohol oder mehreren Alkoholgruppen enthaltenden Körpern geschützt werden[1]), so reicht doch selbst ein Weinsäureschutz nicht aus, um ein kolloides Sulfid in Lösung zu halten. Denn das aus Brechweinstein hergestellte Antimontrisulfid — das übrigens hochgradig optisch inhomogen und ziemlich elektrolytempfindlich ist — wird durch Gefrieren glatt gefällt (Ljubavin).

Dagegen wird die flaschengrüne Lösung, die man aus Glykollkupfer durch Schwefelwasserstoff erhält, nicht mehr vollständig zum Ausfällen gebracht (Ljubavin). Einer schützenden Einwirkung eines Elektrolyten (nämlich des Schwefelwasserstoffs) begegnen wir dagegen wohl schon bei den Hydrosolen, die Gutbier und Flury durch Einwirkung von Schwefelwasserstoff auf Lösungen der tellurigen resp. der Tellursäure hergestellt haben. Die rötlich braunen Flocken, die sich aus der klaren Eismasse ausscheiden, gehen beim Schmelzen des Eises zum allergrößten Teile wieder in Lösung, doch wurde stets ein geringerer unlöslicher Rückstand beobachtet.

Viel stärker zeigt sich der Einfluß eines Elektrolytgehaltes bei den Hydroxydhydrosolen, deren Eigenschaften dadurch geradezu bestimmt werden. So z. B. fand schon Ljubavin, daß 6 Tage dialysiertes, positives Eisenoxydhydrosol zu einer goldartigen, von einer klaren Eisschicht umschlossenen Masse erstarrt, die sich beim Auftauen wieder löst. Wenn aber die Dialyse 14 Tage fortgesetzt wird, so bleibt beim Auftauen ein unlöslicher Rest. Der Liquor ferri dialysati, eine tief dunkelbraune, stark inhomogene und elektrolytempfindliche Flüssigkeit, mit der ich arbeitete, wird beim Auftauen

---

[1]) H. W. Fischer, Das negative Eisenhydroxyd, Zeitschr. f. Biochem.

auch wieder klar, zeigt aber das Tyndall-Phänomen bedeutend stärker als vorher. Ähnlich verhält sich negatives Eisenoxyd: weinsaures Eisenoxydkalium, d. h., unter dem Schutz der Hydroxylgruppen der Weinsäure stehendes negatives Eisenoxyd, gefriert zu einer dunkelroten Masse, die unverändert auftaut. Wird dann die Lösung noch einige Tage lang dialysiert — wobei eine gelbe Substanz, die mit Blutlaugensalz nicht reagiert, die Membran passiert —, so bleibt beim Auftauen ein unlöslicher Rückstand (Ljubavin).

Ganz ähnlich verhält sich Kieselsäure: „Eine sehr reine Kieselsäure-Gallerte zerfällt beim Auftauen in reines Wasser und einen Bodensatz. Dieser besteht aus kleinen, schimmernden, harten Blättchen, die ein fast kristallenes Aussehen haben, aber unter dem Mikroskop sich sofort als amorph erweisen“ (Bruni), während bei einer nicht so reinen Sole schon eine geringe Menge Kieselsäure in Lösung bleibt (Ljubavin). Wird der Elektrolytgehalt größer, so können sich die Plättchen wieder lösen, während Natronwasserglas, das ja große Mengen von kolloidaler Kieselsäure enthalten muß, durch Gefrieren wenig verändert wird (O. Bobertag, Feist, Fischer). Auch eine wasserklare Lösung wird von essigsaurer Tonerde nach dem Abkühlen auf — 10° und — 70° wieder klar, zeigt aber eine Verstärkung des Tyndall-Phänomens, während sie durch eine Abkühlung auf — 180° sogar makroskopisch getrübt wird. Auch Kühl findet, daß der Gehalt einer Lösung an gelöstem Aluminium nach jedem Gefrieren zurückgeht, die Lösung also zersetzt wird.

Über die eigentümlichen Veränderungen, die die Leitfähigkeit eines solchen Hydrosols durch das Gefrieren erleidet, lasse ich Lottermoser selbst berichten: „Hydrosole mit bedeutendem Elektrolytgehalt, also z. B. Kieselsäure und Ferrioxyd (erhalten durch Behandlung von Ferrichloridlösung mit geringen Mengen von Ammoniak in der Hitze) werden kurz nach der Darstellung durch Ausfrieren und Wiederauftauen nicht ausgeflockt. Ihre spezifische Leitfähigkeit ändert sich dabei nicht. Dagegen tritt, wenn man die Hydrosole der Dialyse unterwirft, von einem bestimmten Reinheitsgrade an durch Ausfrieren Gelatinierung ein, die zunächst noch nicht vollständig zu sein braucht, mit abnehmendem Elektrolytgehalte des Hydrosols aber schließlich vollständig wird; Hand in Hand mit dem Gelatinierungsvorgange geht eine bedeutende Abnahme der spezifischen Leitfähigkeit. Aber auch diese Zustandsänderung zeigt keine Konstanz, vielmehr ist diese Abnahme der spezifischen Leitfähigkeit zunächst groß, mit weiter fortschreitender Reinigung wird sie immer kleiner, geht schließlich auf Null herab und schlägt endlich bei sehr elektrolytarmen Hydrosolen in eine Zunahme der spezifischen Leitfähigkeit nach dem Ausfrieren um. Ja, bei dem durch Auflösen von Eisenoxydgel in Eisenchlorid-

lösung dargestellten Grahamschen Eisenoxydhydrosol tritt von vornherein diese Zunahme der spezifischen Leitfähigkeit nach der durch das Ausfrieren entstandenen Gelbildung ein, die mit fortschreitender Reinigung (durch Dialyse) immer größer wird." Doch zweifelt Lottermoser, ob man hier von einer Elektrolytschutzwirkung sprechen darf, da gerade die für den Hydrosolzustand wesentlichen Elektrolyte (z. B. $Fe\,Cl_3$ beim Grahamschen Eisenoxydsol) hier keine Verhinderung der Gelbildung herbeiführen.

Nach Malfitanos und Mll. A. Moschkoffs Versuchen ist daran aber garnicht zu zweifeln. Malfitano arbeitete mit einer etwa 2prozentigen Kartoffelstärkelösung, einer nach ausreichendem Kochen stabilen und auch gegen das Licht homogenen Flüssigkeit. Läßt man die Lösung zu einem Eisklumpen gefrieren, so findet sich nach dem Auftauen nur eine sehr geringe Menge der Stärke und fast der sämtliche Salzgehalt wieder in der Lösung vor, während die bei weitem überwiegende Menge der Stärke am Boden liegen bleibt. Durch mehrfache Wiederholung des Ausfrierens kann man so den Elektrolytgehalt fast vollständig entfernen. Diese elektrolytarme Stärke gibt nun selbst in der Wärme nur sehr heterogene Lösungen, aus denen sie beim Abkühlen teilweise wieder ausfällt. Nun läßt sich sehr leicht zeigen, daß die Stärkemenge, die nach dem Ausfrieren wieder in Lösung geht, durchaus von der Konzentration der anwesenden Elektrolyse abhängt. Denn schon sehr geringe Mengen einer starken Base oder Säure genügen, um das elektrolytarme Caogulum wieder so löslich zu machen, daß es mit Jod die bekannte Blaufärbung gibt. Größere Mengen verhüten überhaupt die Ausfällung durch Gefrieren, wenn man die Abkühlung nicht zu weit treibt. Die Neutralsalze wirken ähnlich aber schwächer. Auf die Erklärung dieser Erscheinung kann hier nicht ausführlich eingegangen werden. Sie ist darin zu suchen, daß die beiden Jonen eines Elektrolyten in verschieden starkem Grade von einem Kolloide adsorbiert werden, doch ist eine Trennung der Jonen in einem erheblichen Grade wegen der enormen elektrostatischen Kräfte nicht denkbar. Das Kolloidpartikelchen wird im Innern, an dem stärker adsorbierten Jon, sozusagen unter-, an dem schwächer adsorbierten übersättigt sein. Nur an der Oberfläche können sich die Jonen von einander trennen, indem sich die stärker adsorbierten im Kolloide, die schwächer adsorbierten unendlich nahe davon im Wasser aufhalten. Will man nun das Kolloid aus der Lösung entfernen, so muß man entweder die stärker adsorbierten Jonen aus dem Kolloide oder die schwächer adsorbierten aus der Lösung herausreißen, was ohne erheblichen Arbeitsaufwand nicht möglich ist. Nun entspricht, wie wir später ausführlich zeigen werden, einem Erfrieren des Kolloids eine erhebliche Verkleinerung seines Adsorbtionsvermögens, so daß

sich recht gut verstehen läßt, wie durch das Erfrieren eine Trennung des Kolloids von seinem schützenden Elektrolyten ermöglicht wird[1]).

Mit dieser Verkleinerung des Adsorptionsvermögens hängt noch eine Erscheinung zusammen, die ich hier noch erwähnen will. Ihre Erklärung kann ich erst später geben. Ein gefrorenes Eisenoxyd ist keineswegs imstande, sein Wasser beim Auftauen wieder aufzunehmen, sondern gibt nach dem Auftauen eine Flüssigkeit, die als Bodensatz ein Magma aus kleinen schimmernden Blättern enthält (Lottermoser). Ebenso erhielt Bruni aus Gallerte von 3 bis ca. 20% Kieselsäure Bodenkörper, die nur 0,8 bis 3,7 Mol. Wasser enthielten.

Wir gehen nun zu den organischen Kolloiden über. Am stärksten verändert werden: Gelatine, Hausenblase (eine aus der Blase von Acipenser huso gewonnene Eiweißsubstanz), Caragheen, Agar-Agar, (beides aus Seetangen gewonnene Kohlenhydrate) und Sapo medicatus. Alle diese Stoffe werden auf fast dieselbe Weise verändert. Das Wasser friert zum großen Teil aus der Gallerte aus, so daß die ersten Mengen Flüssigkeit, die sich beim Auftauen abscheiden, wenig bis garnichts von dem gelösten Stoff enthalten, wie Fällungsreaktionen mit Bleiessig, Tannin etc. zeigen. Nach völligem Auftauen ist die Substanz noch ausgesprochen inhomogen, aus einer dünnen Flüssigkeit und einer klumpigen, schwammartigen Gallerte bestehend; diese Erscheinung geht bei Zimmertemperatur selbst innerhalb 48 Stunden fast garnicht zurück (O. Bobertag, K. Feist, H. W. Fischer).

Auch Weizenstärkekleister verhält sich ähnlich. Vogel schreibt darüber: „Es sonderte sich beim Auftauen eine große Menge Wassers ab, und der Kleister klebte nicht mehr, auch wenn ich ihn aufs beste mit dem ausgeschiedenen Wasser zu vermengen suchte. Als ich ihn aber bis zum Siedepunkte des Wassers erhitzte, erhielt ich eine homogene, zitternde Masse, welche klebte und die Eigenschaften des ungefrorenen Kleisters wieder angenommen hatte."

Molisch hat mit einem in einen Gefrierkasten eingebauten Mikroskope beobachtet, wie in den Gallerten diese Schwammstruktur entsteht. „An zahlreichen Punkten tauchen unter Abscheidung von Luftmassen rundliche Eisblasen auf, die, der benachbarten Gelatinegallerte das Wasser entziehend, sich rasch vergrößern und dabei die immer wasserärmer werdende Gelatine ringsum zur Seite schieben,

---

[1]) Bredig, Zeitschrift f. phys. Chemie, 33, 385. 1900. Freundlich, Zeitschrift f. Kolloide, 1, 323. Persin, Journ. Chem. Phys., 3, 50. 1905. Bechhold, Zeitschrift f. phys. Chem., 48, 385. 1904. Ebenda 60, 257. 1907. Bauli, Beiträge z. chem. Physiol. u. Pathol., 7. 531. 1905. — Zur Theorie der „binären Elektroden" vergleiche: Nernst, Zeitschrift f. phys. Chemie, 9, 137. 1882. Haber, Annal. d. Physik, 4, 26, 127. 1908. Leonor Michaelis, Dynamik der Oberflächen (Dresden 1909, S. 57). Haber, Zeitschrift f. phys. Chem., 67, 385. 1909.

so daß diese, wenn die Eisbildung ihr Ende erreicht hat, als ein höchst kompliziertes Maschenwerk zwischen den Eisklümpchen ausgespannt erscheint. Die ursprünglich homogene Gelatine ist nun in eine Art Schwamm umgewandelt, in welchem das höchst komplizierte Gerüstwerk aus Gelatine, die Hohlräume aber aus Eis bestehen." (Fig. 1.)

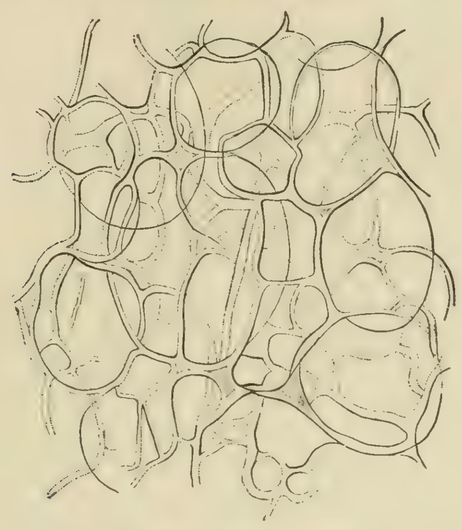


Fig. 1. Wässerige 2prozentige Gelatinelösung gefroren und sodann aufgetaut.

Über diese Wände macht Ambronn noch interessante Angaben: Während er sonst zu gewissen Kunstgriffen greifen muß, um das Kolloidnetz beim Auftauen zu erhalten, bleibt bei Gelatine und Agar-Agar die Struktur auch nach dem Auftauen erhalten, wenn das Präparat nicht gar zu sehr erwärmt wird. „Das feine Netzwerk bietet unter dem Mikroskope fast genau dasselbe Bild, wie ein Schnitt durch irgend ein parenchymatisches Pflanzengewebe. Auch in ihrem optischen Verhalten stimmen die Wände der Maschen ganz mit den normalen Zellwänden überein. Sie zeigen eine starke Doppelbrechung und dieselbe Orientierung des optischen Elastizitätsellipsoids, die kleinste Achse liegt senkrecht zur Fläche der Wandung. Es mag noch erwähnt werden, daß bei der gewöhnlichen roten Gelatine die Wände der Maschen deutlich dichroitisch werden, auch bei Agar kann man einen starken Dichroismus der doppelbrechenden Wände hervorrufen, wenn man die zurückbleibenden Skelette mit Jodlösung färbt."

Dasselbe Netzwerk bildet sich nach Molisch auch bei Traganth, Gummi arabicum, Hühnereiweiß und Gloeocapsa-Gallerte, verschwindet aber bei Traganth 1 bis 10 Minuten, bei Gummi sofort wieder nach dem Auftauen. Ich fand ein ähnliches Verhalten bei Hämoglobin-Merk (Abkühlung — 10°, — 70°, — 180°). Es zeigte keine deutliche Ver-

änderung, trotzdem das Eis inhomogen mit Klümpchen durchsetzt erschien. Etwas stärker ist schon die Wirkung auf Gummi und lösliche Stärke (— 10°, — 70°, — 180°). Die Substanzen reichern sich beim Gefrieren in der Mitte an, wie Reaktionen mit Bleiessig zeigen. Die eben aufgetauten Lösungen sind recht trübe, werden aber beim längeren Stehen wieder — jene vollkommen, diese fast — klar. Dagegen zeigt sich eine Lösung von „trockenem" Eiweiß durch Gefrieren schon etwas verändert, doch noch nicht nach Abkühlung auf — 10°, sondern erst bei — 70° und — 180°, wobei die tiefere Temperatur stärker zu wirken scheint. Sie trübt sich deutlich und ein Teil der Trübung scheint nicht mehr zu verschwinden.

Ambronn benützte eine Gummilösung, um die Eisblumen, die sich beim Gefrieren bilden, zu fixieren, indem er die mit Gummilösung bezogene Platte in einem kalten, trockenen Raume solange liegen ließ, bis das Eis verdunstet war. (Ebenso gut kann man es auch nach Molisch durch Alkohol herauslösen.) „Bei der mikroskopischen Untersuchung dieser fixierten Eisblumen sieht man, daß der Gummi in lauter kleine Streifen verteilt ist, die zwar infolge ihrer sehr geringen Dicke nur schwache, aber sehr deutliche ‚Doppelbrechung' zeigen." An der Gallertstruktur an sich scheint die starke Veränderung durch das Gefrieren nicht zu liegen, denn Brunis Fischleimgallerte wandelte sich ohne vorheriges sichtbares Schmelzen direkt in die Gallerte um. Schneidet man nach einiger Zeit die zylinderförmige Masse durch, so beobachtet man die innere, noch ausgefrorene heterogene und spröde Zone, umgeben von einem Ring von weicher Gallerte mit dem früheren Aussehen.

Besonders eigenartig sind die Erscheinungen beim Ausfrieren einer Tanninlösung. Das Tannin verhält sich dabei vollkommen wie ein fester Stoff, dessen Löslichkeit durch Temperaturerniedrigung stark herabgesetzt wird. Beim Abkühlen einer 10-prozentigen Lösung beobachtete man zunächst wenig über dem Gefrierpunkte die Abscheidung erheblicher Mengen. Ganz ähnlich sind die Erscheinungen beim Auftauen der gefrorenen Masse. Das Tannin sinkt dabei, sich nur teilweise lösend, auf den Boden, um dann bei einer geringen Temperaturerhöhung in Lösung zu gehen. Wir werden darauf noch zurückkommen und zeigen, daß sich dieses Verhalten mit dem Charakter eines Kolloides gut in Einklang bringen läßt[1]).

Auch unter den Farbstoffen gibt es bekanntlich eine Reihe von Kolloiden. Wir prüften also eine Reihe von ihnen auf ihr Verhalten beim Gefrieren. Nun sind von den Stoffen, mit denen ich gearbeitet

---

[1]) Vgl. H. W. Fischer und O. Bobertag, Zur Theorie der reversiblen Sole, aus dem Jahresber. der Schles. Gesellsch. für vaterl. Kultur. 1908.

habe, Rhodamin, Chrysoidin nach den Arbeiten von Chassin[1]), sowie Freundlich und Neumann[2]), Eosin, Safranin als in wirklicher Lösung befindlich zu betrachten. Nilblau, Säureviolett, Methylviolett und Fuchsin scheinen eine Mittelstellung einzunehmen. Dagegen sind Nachtblau, Violettschwarz, Alkaliblau, Kongorot, Bayrisch Blau, Benzopurpurin, und Biebrischer Scharlach ausgesprochene Kolloide.

Nach dem vorliegenden Materiale scheint aber die Sachlage nicht die zu sein, daß die ganze Menge des Farbstoffes in einer dieser Formen ausschließlich in Lösung vorhanden ist, sondern daß vielmehr der Charakter der Lösung durch das Verhältnis bestimmt wird, in dem die Zahl der hochmolekularen zu der der niedermolekularen Komplexe steht. So würde eine starke Verdünnung den Lösungscharakter natürlich stärker hervortreten lassen; ich war aber gerade durch meine Arbeitsart auf ganz verdünnte Lösungen angewiesen. Wie Versuche zeigten, kann man Konzentrationsänderungen von 25% noch ohne künsttliche Hilfsmittel mit Sicherheit erkennen, während bei 15% die Beurteilung eine vollkommen unsichere geworden ist. Eine geringe Abschwächung der Farbe zeigten nach Abkühlung auf — 10°: Eosin und Chrysoidin; eine stärkere: Bayrisch Blau, Nachtblau, Violettschwarz und Methylviolett.

Übrigens dürfte hier wohl kaum der Farbstoff ausfrieren, denn beim Abkühlen auf — 10° zog sich in der Regel der Farbstoff nach der Mitte des Gefäßes hin zurück, was beim Auftauen ein Niedersinken konzentrierterer Lösung bewirkt haben muß. Damit steht in Übereinstimmung, daß beim raschen Erstarren in flüssiger Luft, bei dem der Farbstoff keine Zeit hat, nach der flüssigen Mitte hin auszuweichen, nur noch bei Violettschwarz und bei Nachtblau eine Aufhellung beobachtet wurde, die nach 48 Stunden noch nicht zurückgegangen war.

Vielleicht erklärt sich dieses Hellerwerden der Farblösung dadurch, daß gewisse Farbstoffe nach Molisch auch mikroskopisch durch das Gefrieren verändert werden. So fällt Nigrosin in Form von Häuten, Methylenblau in Form von Einzel- oder Büschelkristallen aus. In einer die Brownsche Bewegung zeigenden Karminsuspension werden die Teilchen von den wachsenden Eisblumen so nahe aneinander gedrängt, daß sie beim Auftauen zu vielen vereint, in größeren Klümpchen oder Häutchen aneinander haften und in diesem Zustande natürlich auch nicht mehr die Brownsche Molekularbewegung zeigen.

Als Resultat der qualitativen Versuche ergibt sich, daß viele — aber keineswegs alle — Kolloide beim Gefrieren Veränderungen er-

---

[1]) Zeitschr. f. Koll., 3, 76. 1908.
[2]) Zeitschr. f. Koll., 3, 80. 1908.

leiden, die beim Auftauen nicht wieder zurückgehen. Ein Lebewesen, das solche Kolloide enthält, müßte durch Gefrieren getötet werden. Dagegen aber zeigt sich auch, daß sich jeder lebenswichtige Stoff leicht in eine gefrierbeständige Form des Kolloidzustandes bringen läßt. Denn so empfindlich auch Gelatine und Stärkekleister sind, so beständig zeigt sich die lösliche Stärke, der Fischleim. Ja sogar wenn ein Lebewesen eines so irreversiblen Stoffes wie des kolloiden Platins, zu seinen Lebenszwecken bedürfen sollte, so würde sich selbst dieser, wie wir gesehen haben, unschwer ausreichend schützen lassen. Danach müßte es den Lebewesen keineswegs schwer fallen, sich periodisch auftretender großer Kälte so gut anzupassen, daß ihnen kein Kältegrad etwas anhaben kann. Allerdings würden dieser Anpassung gewisse Fähigkeiten des Protoplasmas geopfert werden müssen, eine feinere Differenzierung der Plasmakolloide wäre ausgeschlossen.

Zweitens kann man aus den Versuchen schließen, daß die Temperatur, bis zu der das gefrorene Kolloid abgekühlt wird, auf die sich beim Auftauen zeigenden Veränderungen nicht ohne Einfluß ist. Wir werden aber alles das erst dann verstehen können, wenn wir durch quantitative Versuche etwas in das Wesen der Vorgänge, die verlaufen, wenn einem Kolloid sein Wasser entzogen wird, eingedrungen sind.

## 2. Erfrieren und Austrocknen.

Trotzdem zwischen dem Erfrieren und dem Austrocknen auf den ersten Blick kein Zusammenhang zu bestehen scheint, so werden wir uns zunächst doch mit diesem beschäftigen. Wir lernen dabei die Faktoren kennen, von denen die Eigenschaften eines Kolloides abhängen; am Schlusse dieses Teils werden wir aber sehen, daß man aus den Austrocknungskurven die Gefrierkurven herleiten kann.

Wir kommen zunächst auf die klassischen Versuche von van Bemmelen. Dieser füllte eine Anzahl von Exsiccatoren mit Schwefelsäurelösungen verschiedenen Wassergehaltes, und stellte sich auf diese Weise Räume her, in denen Wasserdampfpartialdrucke, angefangen von etwa 12 mm bis herunter auf 0 herrschten. In jedem dieser Exsiccatoren verweilt das Kolloid bis zur Gewichtskonstanz — was oft ziemlich lange dauert — und wird dann dem nächst niedrigen Dampfdrucke ausgesetzt.

Die Kurve, die von einem frischen Kolloide durchlaufen wird, ist auf Figur 2 durch ●●●● dargestellt. Sie zerfällt im wesentlichen in drei Teile. Sie sinkt zunächst von rechts oben bis zum Punkte O, läuft von da aus fast horizontal bis zum Punkte $O_1$ und fällt dann von $O_1$ an abermals nach $O_0$ ab. Das rechts von O gelegene Stück ist vollkommen irreversibel, d. h. es ist auf keine Weise

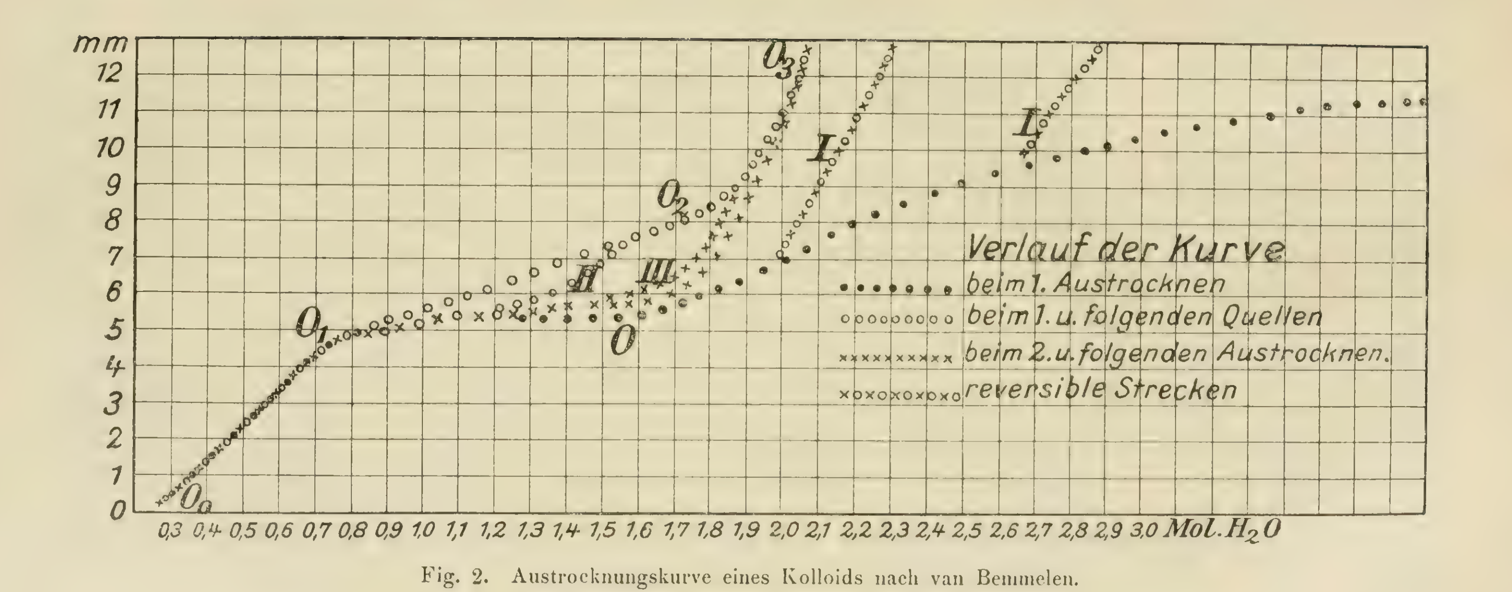



Fig. 2. Austrocknungskurve eines Kolloids nach van Bemmelen.

möglich, es öfter wie ein einziges Mal zu durchlaufen. Versucht man etwa in diesem Teile, das Kolloid durch Zurücksetzen in Exsiccatoren mit höherem Wasserpartialdruck wieder zu wässern, so werden nicht wieder die Punkte durchlaufen. Das Kolloid ist längst nicht mehr imstande, so viel Wasser wieder aufzunehmen, sondern mit steigendem Wasserdampfdruck nimmt es nur noch wenig Wasser auf, dem Verlauf der I ∘∘∘∘ folgend. Entwässert man das Kolloid dann wieder, so wird dieselbe Kurve noch einmal zurückdurchlaufen (I xxxx), d. h. die Quellungs- und die zweiten Trocknungskurven I rechts vom Punkte O sind reversibel.

Wir kommen jetzt zu dem Stücke $OO_1$. Dieses Stück ist zwar gleichfalls irreversibel, doch kann es mit Hilfe eines Kreisprozesses beliebig oft durchlaufen werden. Beginnt man nämlich am Punkte $O_1$ wieder zu wässern, so wird nicht das Stück $O_1O$ zurückdurchlaufen, sondern die ∘∘∘∘ Kurve, die über $O_2$ nach $O_3$ läuft. Entwässert man nun wieder, so gelangt man auf der xxxx Kurve von $O_3$ zurück nach O, wobei die Kurve $O_3O$ zunächst so nahe neben der Kurve $O_2O_3$ verläuft, daß man ein Stück in der Nähe von $O_3$ als reversibel betrachten kann. Läßt man das Quellen nicht wie eben am Punkte $O_1$, sondern an irgend einem der zwischen $O_1$ und O gelegenen Punkte beginnen, so wird eine Kurve II ∘∘∘∘ durchlaufen, die in das Kurvenstück $O_1O_2$ hineinführt. Ebenso wird, wenn man mit dem Trocknen an irgend einem der zwischen $O_1$ und $O_3$ gelegenen Punkte beginnt, eine Kurve III xxxx durchlaufen, die in das Kurvenstück $OO_1$ hineinführt.

Das letzte Kurvenstück von $O_1$ nach $O_0$ dagegen ist vollkommen reversibel, d. h. es wird schon beim ersten Trocknen durchlaufen, dann bei jedem folgenden Quellen oder Trocknen.

Die Fläche $OO_1O_2$ hat nun die Bedeutung einer Arbeitsgröße, wie aus folgender Dimensionsbetrachtung hervorgeht. Da als eine Achse Steighöhen (h), als andere in Moleneinheit ausgedrückte Gewichte (q) dienen, so wird, da $p = h \cdot s$ und $q = s \cdot v$ (s ist das spezifische Gewicht, v das Volum und p der Druck) $h \cdot q = p \cdot v$, d. h. also einer Arbeitsgröße proportional. Hierbei ist allerdings die Annahme gemacht, daß das spezifische Gewicht des adsorbierten Wassers sich während der Entwässerung nicht ändert. Streng wird diese Voraussetzung wohl kaum zutreffen, doch kann man die kleine Veränderung von s gegenüber der großen Veränderung von v vernachlässigen. Diese Arbeit muß beim Quellen geleistet werden; denn wenn ich dieselbe Zusammensetzung des Gels, die ich beim Trocknen unter dem Drucke p erreichen kann, beim Quellen erhalten will, so muß ich den Druck in der Gasphase auf $p^1$ steigern.

Eine Energiefläche kann nun niemals auftreten, wenn das System wirklich nur die zwei in der Zeichnung dargestellten veriablen Para-

meter enthält. So enthält ja auch bei dem berühmten Carnotschen Kreisprozeß das System außer den im Diagramm dargestellten T und v noch die weitere Variabele p. Es tritt also in unseren Kurven, z. B. beim Entwässern von $O_2$ an, ein neuer variabeler Parameter auf. Diese Veränderung des „Adsorptionsvermögens" wird hervorgerufen durch eine innere Umwandlung des Gels. Nämlich das Hydrogel bleibt nur bis zum Punkte O klar, dann beginnt es sich zu trüben, wird opak und schließlich weiß und undurchsichtig wie Kreide. Umgekehrt aber beginnt vom Punkte $O_1$ an die Trübung wieder zu verschwinden. Was dabei eigentlich vorgeht, wissen wir nicht sicher. Es scheint sich aber nur um eine Eigentümlichkeit der Kieselsäure zu handeln, denn Eisenhydroxyd zeigt sie nicht mehr so deutlich, trotzdem es sich beim Entwässern etc. ganz analog verhält.

Uns interessiert besonders der Punkt O, weil er nämlich ein ganz scharfer Irreversibilitätspunkt ist. Geht man bei der Entwässerung nur bis zum Punkte O und läßt dann sofort wieder quellen, so müßte die Zwischenkurve, die von O nach $O_3$ zurückführt, so außerordentlich dicht neben der Kurve $O O_3$ laufen, daß man dieses Stück als reversibel betrachten kann[1]). Die Schärfe, mit der die Lage des Irreversibilitätspunktes definiert ist, ist sehr wichtig, und wir werden darauf noch öfter zurückkommen. In seiner Lage ist der Punkt O nicht etwa eindeutig durch die Natur des Stoffs bestimmt, etwa wie ein Gefrierpunkt, auch nicht etwa durch den ursprünglichen Wassergehalt des Gels. Es kommen hier vielmehr noch eine ganze Anzahl von Faktoren in Betracht, von denen ich aber nur zwei besprechen will.

Die Figur 3 zeigt die Entwässerungskurve einer frischen, einer 8 Monate alten und einer 2½ Jahre alten Kieselsäure-Gallerte, die ursprünglich 1% Kieselsäure enthielt. Je älter das Kolloid wird, desto höher steigt der Irreversibilitätspunkt. Er tritt schon bei höherem Wassergehalte und höherem Dampfdrucke auf. Man kann also das Adsorptionsvermögen eines alten Gels leichter durch Austrocknen schädigen, wie das eines jungen. Den Einfluß der Bereitungsweise zeigt die ausgezogene Kurve. Das Gel ist hier frisch, enthält aber 7 mal mehr Kieselsäure. Diesmal liegt O sogar schon bei dem nur wenig von dem Dampfdruck des reinen Wassers (15 mm) verschiedenen Dampfdruck von 12 mm bei einem Wassergehalt von 4 Mol. Das Gel verhält sich also von vornherein, als ob es ganz alt wäre.

Aus Austrocknungskurven können wir nun gewisse Schlüsse auf die Gefrierkurven ziehen. Ich will zu diesem Zweck zunächst die ver-

---

[1]) Vgl. die Zwischenkurve auf Zeichnung 5, Zeitschr. f. anorg. Chem., 1897, Bd. 13, S. 340; bei van Bemmelen.

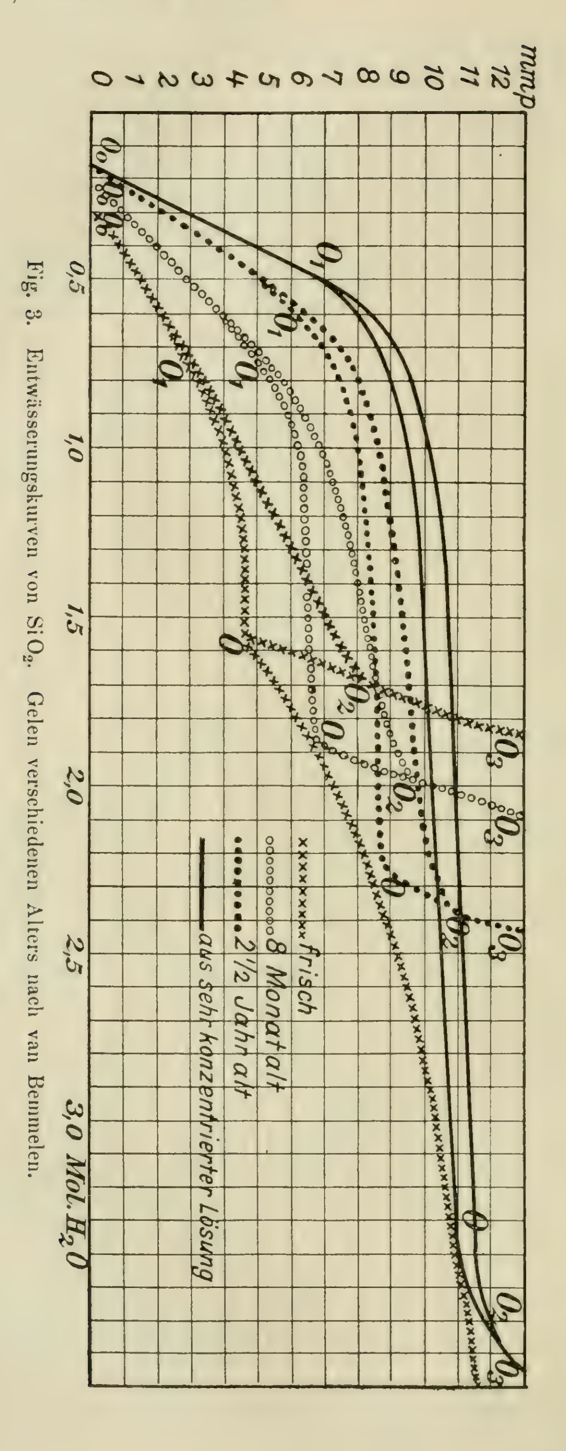



Fig. 3. Entwässerungskurven von $SiO_2$. Gelen verschiedenen Alters nach van Bemmelen.

einfachende, aber sicher nicht streng gültige Annahme machen, daß der Dampfdruck des adsorbierten Wassers bei allen Temperaturen dem des reinen Wassers proportional sein soll. Also, wenn der Dampfdruck des in einem bestimmten Gele adsorbierten Wassers bei der Temperatur t, z. B. die Hälfte beziehungsweise $\frac{1}{n}$ des Dampfdruckes des reinen Wassers beträgt, so soll er bei allen Temperaturen die Hälfte resp. $\frac{1}{n}$ davon bleiben. Dann kann man die Temperatur angeben, bei der dieses Wasser dem Kolloide durch Eis entrissen werden kann. Nämlich das Wasser im Kolloide wird dann nach dem Eis hin zu destillieren beginnen, wenn sein Dampfdruck größer ist, als der des Eises bei der betreffenden Temperatur. So würde dann die Frage, wann das Wasser aus dem vorhin erwähnten Gele, in dem es nur noch die Hälfte des normalen Dampfdrucks zeigt, herausgefrieren wird, formuliert werden müssen: Bei welcher Temperatur hat das Eis nur noch die Hälfte des Dampfdruckes von Wasser gleicher Temperatur? Wir müssen uns also zunächst mit Dampfdruckkurven des Eises und des Wassers beschäftigen. Messungen des Dampfdrucks des Wassers bei tieferen Temperaturen wie ca. — 10⁰ existieren bisher

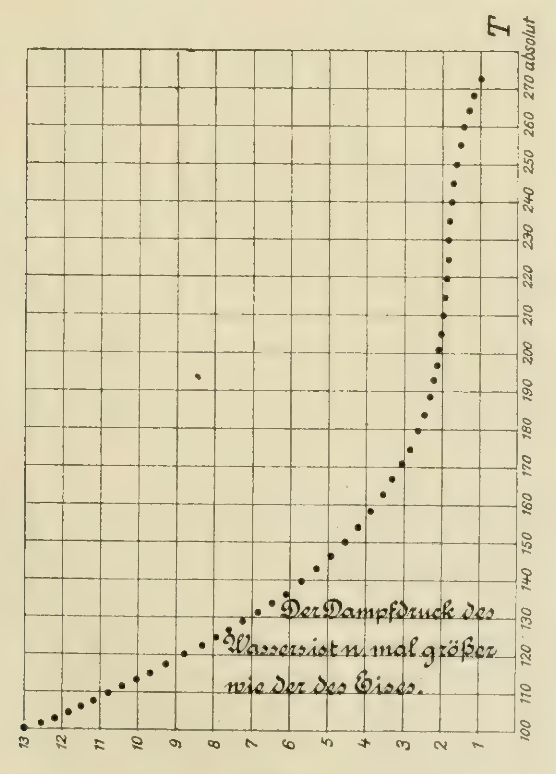



Fig. 4.

nicht, dagegen hat vor kurzem Nernst[1]), mit Hilfe seines Wärmetheorems den Dampfdruck des Wassers bei sehr niedrigen Temperaturen berechnet und wenigstens einige Werte dafür angegeben. Diese sind benützt worden, um die Kurve Figur 4 zu zeichnen, die angibt, um wieviel mal bei der betreffenden absoluten Temperatur der Dampfdruck der Wassers größer ist, als der des Eises.

Wir wollen nun mit Hilfe dieser Kurve die Austrocknungskurve auf Seite 147 in eine Gefrierkurve übersetzen. Van Bemmelen arbeitete bei einer Temperatur, bei der der gesättigte Dampf des Wassers den Druck von ungefähr 15 mm ausübt. Also würde das Kolloid bei ca. 12 mm, d. h. bei $\frac{4}{5}$ des Dampfdruckes, schon den größten Teil seines Wassers verloren haben. Dazu würde aber eine Abkühlung auf eine Temperatur genügen, bei der der Dampfdruck des Wassers $\frac{5}{4} = 1{,}25$ mal größer ist, als der des Eises. Also würde nach Figur 5 eine Abkühlung auf ca. — 5° dazu ausreichen, um dem Kolloide den allergrößten Teil seines Wassers zu entziehen. Der Rest des Wassers wird nun aber sehr hartnäckig festgehalten. Denn wenn der Wassergehalt auf 2 Mol. gesunken ist, ist der Dampfdruck nur noch die Hälfte, d. h. es bedarf dazu einer Abkühlung um rund — 70°, während der Umschlagspunkt O erst bei ca. einem Drittel des Dampfdruckes, d. h. bei einer Temperatur von etwa — 100° erreicht wird. Dort würde ein Teil des übrigen Wassers ausfrieren, der Rest, immer noch 0,5 Mol., aber festgehalten werden. Man sieht daraus, wie wichtig für den Wassergehalt des Kolloides nach dem Auftauen der absolute Betrag der Abkühlung ist. Läßt man nämlich das Kolloid wieder auftauen, nachdem man es z. B. bis auf — 70° abgekühlt hat, so ist es natürlich nicht immer imstande, alles Wasser wieder aufzunehmen, sondern es wird jetzt eine von den auf Figur 2 mit III bezeichneten Kurven durchlaufen, d. h. schließlich etwa 2,5 Mol. enthalten. Es muß also eine große Menge Flüssigkeit unadsorbiert bleiben, während am Boden des Gefäßes das Kolloid liegt. Dadurch wird der qualitative Befund von Lottermoser und von Bruni wohl ausreichend geklärt.

Übersetzen wir in ähnlicher Weise die Kurve der Figur 3 in eine Gefrierkurve, so zeigt sich, daß die Wirkung des Gefrierens nicht nur von dem Betrage der Abkühlung abhängt, sondern auch von der Herstellung und dem Alter des betreffenden Kolloides. So wird der Umschlagspunkt des aus konzentrierter Lösung hergestellten Geles schon bei — 10° erreicht, während er bei dem sehr jungen xxxx Kolloide wieder erst bei — 100° liegt. Nun hat Bruni gefunden, „daß die Wassermenge, welche an der

[1]) Verhandl. d. Dtsch. phys. Ges. 1909. 11. Jahrg., S. 324.

ausgeschiedenen Kieselsäure festgehalten wird, genau von derselben Größenordnung ist, wie diejenige, welche van Bemmelens Kieselsäure nach der Entwässerung wieder aufnahm. Ein konstantes Verhältnis zwischen dem Wasser des Kolloides und der Kieselsäure war nicht zu erkennen, einen Einfluß auf dieses Verhältnis scheint das Alter der Gallerte auszuüben". Diese Angaben bestätigen die theoretische Voraussage durchaus.

Man würde auf die angegebene Art aus der Entwässerungskurve ohne weiteres die Gefrierkurve eines Kolloides berechnen können, wenn die Annahme, die ich gemacht habe, nämlich, daß das Adsorptionsvermögen keine Funktion der Temperatur ist, streng gültig wäre. Sie trifft aber nicht zu, denn das Adsorptionsvermögen ändert sich mit der Temperatur erheblich, und zwar nimmt es mit steigender Temperatur stark ab, wie folgende Tabelle von van Bemmelen zeigt:

**Wassergehalt der Kieselsäure aus alkalischer Lösung abgeschieden und bei 100° getrocknet.**

| | Im mit Wasserdampf gesättigten Raum Mol. $H_2O$ | Im Raum für $^3/_4$ gesättigt Mol. $H_2O$ | Im trockenen Luftstrome Mol. $H_2O$ |
|---|---|---|---|
| Bei 15° | 4,3 | 1,45 | 0,26 |
| „ 48° | 1,57 | 0,33 | 0,23 |
| „ 100° | 0,37 | 0,2 | 0,14 |

Da ein bei 100° getrocknetes Gel wieder 4,3 Mol. Wasser aufnehmen kann, so steht zu erwarten, daß die Änderung des Adsorptionsvermögens mit der Temperatur wenigstens in längeren Zeiträumen reversibel ist. Da nun das Adsorptionsvermögen mit fallender Temperatur wächst, so müßte bei einem Kolloide, das längere Zeit bei niedriger Temperatur gehalten wird, der Umschlagspunkt bei einem niedrigeren Dampfdruck liegen, d. h. das Wasser fester gebunden sein. Auf das Erfrieren von lebenden Wesen angewandt, würde sich aus diesen van Bemmelenschen Versuchen folgendes ergeben:

1. Ein Lebewesen, das aus einem der Kieselsäure ähnlichen Kolloide besteht, würde wohl schon durch eine ganz geringe Abkühlung unter 0 Grad getötet werden, da ihm durch Ausfrieren sofort der allergrößte Teil seines Wassers entzogen wird, ohne daß es hinterher imstande ist, dasselbe wieder aufzunehmen.

2. Besteht aber ein Lebewesen aus einer Substanz, die sich analog verhält wie ein schon entwässertes Kieselsäuregel, so sollte man erwarten,

a) daß der Tod bei einer ziemlich scharf definierten Temperatur eintritt; aber

b) daß die Lage des Erfrierpunktes nicht etwa nur von dem anfänglichen Wassergehalt abhängt; vielmehr

c) erfrieren verschiedene Zellen bei verschiedenen Temperaturen. Es kann sogar bei derselben Zellart der Todespunkt verschieden sein. Nämlich

d) ein längerer Aufenthalt bei niedriger Temperatur müßte zu einer „Gewöhnung", d. h. zu einer Erniedrigung des Gefrierpunktes führen.

e) Außerdem müßte ein jüngeres Kolloid schwerer erfrieren wie ein älteres.

## 3. Das Ausfrieren von Kolloiden nach der kalorischen Methode.

### a) Theoretische Vorbemerkungen.

Man kann leider nicht bei allen Kolloiden die van Bemmelensche Methode anwenden, um die Bindung des Wassers in ihnen zu studieren. Z. B. würden Froschmuskel dabei der Verwesung verfallen. Wir müssen uns daher nach einer anderen Methode umsehen. Während van Bemmelen die Wassermenge, die bei einem bestimmten Dampfdrucke abgegeben oder aufgenommen wird, wiegt, kann man auch so vorgehen, daß man der Substanz ihr Wasser durch Gefrieren entzieht, und aus den dabei abgegebenen Wärmemengen nach einer Methode, die wir sofort kennen lernen werden, die Wassermengen bestimmt, die in einem bestimmten Temperaturintervall ausfrieren.

Wir wollen also die Verteilung der Schmelzwärme über ein Temperaturintervall messend verfolgen, also $\frac{dq}{d\vartheta}$, wobei dq die Wärmemenge ist, die der Substanz entzogen werden muß, um ihre Temperatur um $d\vartheta$ zu ändern. Im allgemeinen hat für eine bestimmte Substanz diese Größe den (in erster Annäherung) konstanten Wert $\sigma$, d. h. die spezifische Wärme. Da in unserm Falle aber $\sigma$ seinen Wert stetig oder auch unstetig ändern kann, so wollen wir darunter im Folgenden nur den numerischen Wert verstehen, den $\frac{dq}{d\vartheta}$ in dem betrachteten Intervalle von $\vartheta$ bis $\vartheta + d\vartheta$ eben gerade hat. Den Wert von $\sigma$ können wir nun auf zweierlei Weisen ermitteln.

1. Zunächst kann man $\sigma$ direkt durch Ausführung von einer sehr großen Anzahl spezifischer Wärmebestimmungen bei möglichst verschiedenen Endtemperaturen bestimmen, doch würde man dabei auf große experimentelle Schwierigkeiten stoßen, weil es dabei nötig ist, eine große Anzahl von nur wenig verschiedenen, unterhalb des Gefrierpunkts gelegenen Temperaturen längere Zeit konstant zu halten. So ist im allgemeinen dieser Weg wenig begangen worden, und nur Müller-Thurgau hat einige Versuche nach dieser Methode ausgeführt.

2. kann man auch durch Messung der Abkühlungsgeschwindigkeit $\left(\frac{d\vartheta}{dt}\right)$ q ermitteln. Ein Körper soll die Eigenschaft haben, daß sich stets alle in seinem Innern gelegenen Punkte auf der gleichen Temperatur befinden (z. B. wegen unendlich großer Wärmeleitfähigkeit). Diesen Körper bringen wir nun in ein Bad von konstanter Temperatur. Dann ist die in der Zeit dt durch die Oberflächeneinheit gehende Wärmemenge dq bekanntlich unabhängig von $\sigma$ und dem Temperaturgefälle $\vartheta - \vartheta_0$ (worin $\vartheta$ die Temperatur des Körpers und $\vartheta_0$ die des Bades bedeuten soll) direkt proportional, so daß ich erhalte

$$\frac{dq}{dt} = k \cdot \vartheta - \vartheta_0.$$

Da nun die Temperatur nie tiefer fallen, resp. nie höher steigen kann wie die Temperatur des Bades, so kann ich $\vartheta_0$ als Nullpunkt der Temperatur auffassen, mit $\vartheta$ den Temperaturunterschied bezeichnen, so daß meine Formel übergeht in

$$\frac{dq}{dt} = k \cdot \vartheta.$$

Da nun, wie wir vorhin gesehen haben, $dq = \sigma \cdot d\vartheta$ ist, so können wir, wenn wir $\frac{d\vartheta}{dt}$ bestimmen, $\sigma$ ermitteln.

Diese Eigenschaft, sich auf allen Punkten des Innern auf derselben Temperatur zu befinden, können wir den von uns untersuchten Körpern nun so verleihen, daß wir sie mit einem großen Wärmewiderstand umgeben. Der Körper kühlt sich dann so langsam ab, daß sich alle in seinem Innern gelegenen Punkte praktisch auf derselben Temperatur befinden. Dann läßt sich leicht angeben, von welchen Größen die Abkühlungsgeschwindigkeit abhängen wird. Zunächst wird sie der Oberfläche o proportional sein, da ja aus dieser die Wärme hinausströmt. Dann wird sich der Körper um so langsamer abkühlen, je größer seine Masse m und seine spezifische Wärme $\sigma$ ist. Ist nun v das Volumen und s das spezifische Gewicht, so ist $v \cdot s = m$, so daß ich die Formel erhalte:

$$\frac{d\vartheta}{dt} = \frac{o}{v} \cdot \frac{L}{s \cdot \sigma} \cdot \vartheta,$$

worin L eine von der Wärmeleitfähigkeit des ganzen Systems abhängige Größe ist. Wenn nun o, v, s und L mit der Temperatur so wenig veränderlich sind, daß man sie als konstant betrachten kann, und auch $\sigma$ konstant ist, so erhalte ich

$$\frac{d\vartheta}{dt} = k \cdot \vartheta,$$

d. h. die Gleichung einer Exponentialfunktion. (Vgl. die Kurve $\vartheta\,\vartheta_2$ Figur 5.)

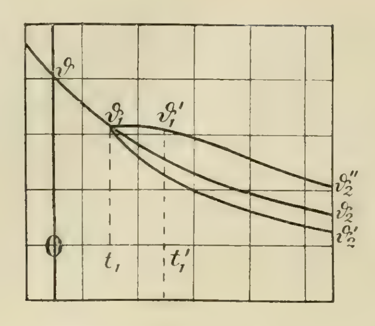


Fig. 5.

Tritt nun aber von irgend einem Punkte, z. B. von $\vartheta_1$ an, ein exo- oder endothermischer Prozeß auf, so weicht die Kurve von ihrer regelmäßigen Bahn ab und durchläuft je nachdem die Strecken $\vartheta_1 \vartheta_2''$ (exothermer) oder $\vartheta_1 \vartheta_2'$ (endothermer Prozeß). Besonders häufig werden wir dem Fall eines exothermischen Prozesses, nämlich dem Freiwerden der Schmelzwärme des Wassers begegnen. Bei reinem Wasser läuft dann, vom Gefrierpunkte angefangen, die Kurve solange der Zeitachse parallel fort, bis auch der letzte Rest Wasser gefroren ist. Dann erst tritt wieder ein neuer Abfall ein.

Nun ist eine zwischen zwei Zeiten, der Nullachse und der Abkühlungskurve, eingeschlossene Fläche, z. B. $t_1 \vartheta_1 \vartheta_1' t_1'$, ganz im allgemeinen proportional der in der Zeit $t_1$ bis $t_1'$ abgegebenen Wärme. Das folgt daraus, daß der mathematische Ausdruck für das bezeichnete Flächenstück

$$\int_{t_1}^{t_1'} \vartheta \cdot dt$$

nur durch den Mangel eines konstanten Faktors k von dem eine Wärmemenge bedeutenden Integral k

$$k \cdot \int_{t_1}^{t_2} \vartheta \, d\, t$$

verschieden ist. Im Falle des Gefrierens von reinem Wasser müßte dann die zwischen dem Beginn und dem Ende des Gefrierens verlaufende Zeit der Schmelzwärme direkt proportional sein, da ja der andere Faktor des Produktes ($\vartheta$) sich während des Gefrierens nicht ändert.

Die Aufgabe, die wir uns Seite 154 gestellt haben, nämlich aus den beim Gefrieren abgegebenen Wärmemengen die Wassermengen zu bestimmen, die in einem bestimmten Temperaturintervall ausfrieren, können wir nunmehr auf zwei Weisen lösen. 1. Da in der Gleichung

$$\frac{d\vartheta}{dt} = \frac{o}{v} \cdot \frac{L}{s \cdot \sigma} \cdot \vartheta$$

in der Regel o v L und s konstant sind, $\vartheta$ und $\frac{d\vartheta}{dt}$ sich experimentell ermitteln lassen, so geht sie in die Form über

$$\frac{d\vartheta}{dt} = \frac{k}{\sigma} \cdot \vartheta.$$

Wenn also in einem Intervalle $\sigma$ konstant wird, so enthält die Gleichung nur zwei Unbekannte, die sich leicht berechnen lassen. Kennt man aber den Wert, den $\sigma$ in diesem Intervalle hat, so kann man leicht ermitteln, wieviel cm² des Koordinatenpapiers einer Kalorie entsprechen. Im folgenden nenne ich das den „Kalorienwert" des ccm², oder „Wärmeeinheit". Also z. B. die Temperatur ist um $\vartheta$ gesunken, folglich muß dabei die Wärmemenge $\vartheta \cdot \sigma$ Kalorien pro Einheit entwickelt sein. Unsere Auszählung der Fläche ergibt aber, daß diese Anzahl der Kalorien gleich n cm² ist.

Dieser Weg erscheint sehr einfach und bequem, doch müssen dabei die Voraussetzungen, auf denen die Rechnung beruht, auch wirklich streng erfüllt sein. Besonders ist es mißlich, daß bei Objekten von einigermaßen erheblicher Masse, d. h. mit einem großen Wärmeinhalte, die Forderung, daß sich alle in ihrem Innern gelegenen Punkte wirklich auf der gleichen Temperatur befinden, bei dem schlechten Wärmeleitungsvermögen der untersuchten Objekte niemals auch nur annähernd erfüllt sein kann. Arbeitet man dagegen mit Objekten von geringem Durchmesser, so beginnt sich der Wärmeinhalt der zum Versuch benützten Glasröhren des Wärmewiderstands usw. störend geltend zu machen.

2. So ist denn die zweite Methode rein experimentell zuverlässiger: Man stellt Differenzversuche an, d. h. man nimmt gleichzeitig oder hintereinander unter streng vergleichbaren äußeren Bedingungen die Abkühlungskurven von z. B. Wasser und Gelatinelösung verschiedener Konzentration auf und schließt aus der Differenz der Flächen auf die beim Gefrieren verlaufenden Vorgänge. Diese Methode hat den Vorteil, daß sie theoretisch fast vollkommen voraussetzungslos ist, da sie einfach auf der Tatsache beruht, daß unter sonst gleichen Umständen ein Körper sich um so langsamer abkühlt, je größer sein Wärmeinhalt ist. Die oben und auch noch später ausgeführten rechnerischen Überlegungen dienen dann bloß dazu, um die Faktoren aufzufinden, auf die man achten muß, um eine wirkliche Gleichheit der äußeren Bedingungen zu erzielen. Einer rechnerischen Verwertung der Resultate wird diese Arbeitsart im allgemeinen nicht günstig sein.

### b) Die experimentelle Ausführung der Versuche.

Die experimentelle Ausführung der beiden Methoden ist natürlich fast die gleiche — es werden eben Abkühlungskurven aufgenommen —

bloß daß man bei der zweiten darauf achtet, daß man die äußeren Umstände der Messung streng reproduzieren kann. Gemessen werden zwei Größen, die Zeit und die Temperatur. Bei der Messung der Zeit sind erhebliche Fehler ganz ausgeschlossen, da ja die Uhr weiter geht und der Fehler einer einmaligen Ablesung durch die nächste korrigiert werden muß. Schwieriger gestaltet sich schon die Temperaturmessung. Ihre Genauigkeit braucht zwar freilich auch nicht groß zu sein, denn da die Versuche Fehlerquellen enthalten, auf die wir noch kommen werden, die wohl sicher über 1% betragen, so genügt es, wenn die Temperaturdifferenz zwischen dem Bade und dem sich abkühlenden Körper bis auf ca. 1% bestimmt wird. Zur Messung der Temperatur benützt man am besten Thermoelemente. Die feine Nadel kann man leicht in das Objekt stoßen, ohne es erheblich zu beschädigen. Ihre Masse ist klein, sie folgt also den Schwankungen der Temperatur sehr schnell. Das sind alles Eigenschaften, die ein genaues Thermometer nicht hat! Außerdem kann es leicht durch den beim Gefrieren entstehenden Druck zerdrückt oder wenigstens das Volumen seines Quecksilbergefäßes verändert werden. Deswegen hat Müller-Thurgau, der bei seinen schönen Versuchen leider mit einem Thermometer arbeitete, in die untersuchten Gegenstände immer ein so weites Loch bohren müssen, daß das Quecksilbergefäß nirgends die Wände berührte und so Temperaturschwankungen noch schwerer folgte.

Sehr wichtig ist natürlich das Kältebad. Im allgemeinen wird man wohl guttun, seine Temperatur so konstant wie nur möglich zu halten. Wenigstens für Vergleichsversuche ist das unerläßlich. Da es viel leichter ist, eine Temperatur von $-80^0$ als eine Temperatur von $-8^0$ auf 2% konstant zu halten, arbeitet man am besten mit möglichst kalten Bädern. Doch könnte man auch bei Versuchen, die nach Methode I ausgeführt werden, (zu Umrechnungszwecken) das zweite Thermoelement in das Kältebad selbst hineinbringen. So wird stets der Temperaturunterschied $\vartheta$ gemessen, und man ist von allen Schwankungen der Badtemperatur unabhängig. Doch bekommt man so Kurven, die schwer zu lesen sind, weil die wirklichen Temperaturen ja ganz unbekannt bleiben. Trotzdem hat diese Messungsart den sehr großen Vorteil, daß der Apparat dabei gar keiner weiteren Bedienung bedarf, wenn man die $\vartheta$-Ablesungen von einem selbst registrierenden Instrumente vornehmen läßt. Man kann dann die Abkühlung viele Stunden dauern lassen und so vielleicht die Temperaturgleichheit im Innern des sich abkühlenden Körpers recht nahe verwirklichen, wenn man einen sehr großen Wärmewiderstand vorschaltet.

Dieser große Wärmewiderstand ist meistens ein Stück Watte, in die der sich abkühlende Körper eingewickelt wird. Für Differenz-

messungen läßt sich aber eine Watteumwicklung nicht gleichmäßig genug herstellen. Ich verwandte statt dessen einen unversilberten und unausgepumpten Dewarzylinder, in dessen Innern sich, durch einen Korken genau zentriert, das oder die Versuchsröhrchen befinden. Leider macht sich die Wärmekapazität einer großen Glasmasse beim Abkühlen störend bemerkbar. Die Abkühlungskurve kann keine reine Exponentialfunktion werden, weil sie durch Superposition mehrerer Abkühlungskurven entsteht.

Wir kommen damit auf die Faktoren, die man gleich machen muß, um verläßliche Differenzmessungen anstellen zu können. Welche das sind, darüber gibt unsere Gleichung $\frac{d\vartheta}{dt} = \frac{o}{v} \cdot \frac{L}{s \cdot \sigma} \cdot \vartheta$ Aufschluß. Der erste Faktor des Produktes auf der rechten Seite bedeutet den Einfluß der geometrischen Gestalt und der zweite den der physikalischen Beschaffenheit auf die Abkühlungsgeschwindigkeit. Wir wollen uns mit dem ersten Faktor $\frac{o}{v}$ in einem Spezialfalle, nämlich wenn der Körper ein Zylinder, dessen Radius klein gegen seine Länge ist, beschäftigen. In diesem Falle ist $\frac{o}{v} = \frac{2\pi r h}{\pi r^2 h} = \frac{2}{r}$, die Abkühlungsgeschwindigkeit ist also in diesem Falle dem Radius umgekehrt proportional und von der Länge des Zylinders praktisch unabhängig. Daraus folgt, daß es für die Vergleichbarkeit von Versuchen von allergrößter Wichtigkeit ist, daß der Radius der benützten Gefäße vollkommen gleich ist, auf die Gleichheit der Höhen der Füllung kommt es sehr viel weniger an. Nun sind ja nicht alle Gegenstände, z. B. Froschmuskel, sehr lange Zylinder, doch bleibt auch bei Zylindern, deren Deckel und Bodenfläche nicht gegenüber der sonstigen Oberfläche vernachlässigt werden kann, bei nicht allzustarker Veränderung der Länge das Verhältnis $\frac{o}{v}$ ziemlich dasselbe. Unser Versuchsröhrchen hat z. B. einen Radius von 3,5 mm und wird z. B. 30 mm hoch gefüllt. Sollte bei dieser Füllung ein Fehler von 15%! gemacht werden, d. h. ein Stand von 35 mm erreicht werden, so ändert sich das Verhältnis von $\frac{o}{v}$ deswegen doch nur um ca. 1% (nämlich von 64 auf 63).

Da nun die Abkühlungsgeschwindigkeit in erster Annäherung dem Radius des Zylinders umgekehrt proportional ist, so machen bei einem Radius von 3,5 mm einige hundertstel mm schon einen Fehler von einem Prozent aus. An demselben langen Glasrohre aber ändert sich der Radius oft um 10 oder noch mehr Prozent. Also macht man am besten alle Versuche in demselben Röhrchen. Doch kann man sich auch so helfen, daß man sich zu jedem Röhrchen ein Parallelröhrchen herstellt. Man zieht ein Glasrohr in der Mitte aus-

einander und formt aus jeder der beiden Ausziehstellen den Boden je eines Rohres. Die beiden so erhaltenen Rohre müssen sehr nahe von gleichem Radius sein.

Wir kommen jetzt zu dem zweiten Faktor $\frac{L}{s} \cdot \sigma$. L Die Wärmeleitfähigkeit des ganzen Systems wird in ihrem Betrage wesentlich bestimmt durch den sehr großen Widerstand des Dewarzylinders. Kleinere Verschiedenheiten in der Leitfähigkeit der Versuchssubstanzen fallen dagegen hinaus, da sie schlimmstenfalls eine schon sehr große Größe noch etwas vermehren. Die Änderung in der Wärmeleitfähigkeit beim Übergang von Wasser in Eis ist aber bei Differenzversuchen vollkommen gleichgültig, weil ja jede der verglichenen Substanzen an derselben Stelle dieselbe Änderung durchmacht.

Wir kommen jetzt auf den Ausdruck $s \cdot \sigma$, dem Produkt aus spezifischer Wärme und dem spezifischen Gewichte der Substanz. Dieser Ausdruck hat auch noch für ziemlich konzentrierte kolloidale Lösungen, z. B. eine 10prozentige Gelatinelösung, ziemlich nahe den Wert 1. Nämlich, wenn auch $\sigma$ etwas kleiner als 1 ist, weil die spezifiische Wärme des Kolloids sehr klein ist, so ist dafür s im allgemeinen etwas größer wie 1, z. B. ist das Volum einer Gelatinegallerte stets kleiner als das Volum des Wassers + dem der trockenen Gelatine. Beim Froschmuskel, der 20% Eiweißstoff enthält, ist $s = 1{,}07$, $\sigma = 0{,}85$, $s \cdot \sigma$ dagegen schon gleich 0,91. Ähnlich berechnet sich der Einfluß einer Kolloidmenge auf die Schmelzwärme. Da beim Gefrieren keine Temperaturänderung statthat, so ist $\sigma$ von der spezifischen Wärme des Kolloids unabhängig und bedeutet die Schmelzwärme des Wassers. Da nun $s = \frac{m}{v}$ ist, d. h. die Menge der Volumeneinheit vorhandenen Wärme liefernde — aktive — Masse bedeutet, so hat $\sigma \cdot s$ den Wert der Schmelzwärme des pro Volumeneinheit noch vorhandenen Wassers. Eine 10prozentige Gelatine hat z. B. das spezifische Gewicht 1,07. 1 ccm davon enthält also 0,96 Gramm Wasser. Die Schmelzwärme eines ccm Gelatine darf danach nur um 4% kleiner sein als die im reinen Wasser.

Was nun die Genauigkeitsgrenze der Methode anbetrifft, so läßt sich ohne weiteres sehen, daß ihr die Austrocknungsmethode darin bedeutend überlegen sein muß, denn diese bestimmt den Wassergehalt durch Wägungen, also durch die genaueste Meßmethode, die wir überhaupt besitzen. Dagegen läßt sich bei kalorimetrischen Messungen ein Fehler von etwa einigen Einheiten aufs Tausend nur schwer vermeiden. Das ist nun aber auch die Genauigkeitsgrenze der meisten quantitativen Analysen und würde wohl für die meisten Zwecke ausreichen.

Die zur Zeit wirklich ausgeführten Messungen sind aber bei weitem nicht so genau, denn systematisch durchgearbeitet ist die

Methode zur Zeit noch nicht. Doch glaube ich nicht, daß die möglichen Fehler mehr als einige Prozente betragen. So können wir denn zunächst nur ziemlich grobe Abweichungen mit Sicherheit konstatieren. Da deren Betrag aber, wie wir sehen werden, oft 10% bedeutend überschreitet, so sind die Versuche ausreichend genau, um über die Bindung des Wassers in tierischen und pflanzlichen Kolloiden wenigstens einigen Aufschluß zu geben.

### c) Versuchsergebnisse.

Ich will hier zunächst über einige Versuche berichten, die ich in Gemeinschaft mit O. Bobertag an reversiblen Kolloiden angestellt habe. Zum Verständnis der Versuche muß folgendes vorausgeschickt werden: Als thermoelektrisches Paar wurde Eisen und Konstantan verwandt, als Meßinstrument ein Millivoltmeter von Kaiser und Schmidt, dessen Ausschlag pro Grad etwa 0,05 Millivolt betrug, sodaß noch halbe Grade mit einiger Sicherheit geschätzt werden konnten. Ein Millivolt, der Maßstab, in dem die Figuren dargestellt sind, entspricht also etwa 20°. Als Kältebad diente — der Billigkeit wegen — eine Eis-Chlorcalciummischung. Man kann damit eine Temperatur von etwa — 40° erreichen, die einige Zeit konstant bleibt, dann aber, namentlich bei längerer Dauer des Versuchs, erheblich, z. B. bis — 20°, steigt. Da wir aber diesmal so arbeiteten, daß wir in dem Kältewiderstande gleichzeitig zwei Versuchsröhrchen abkühlten, von denen das eine das zu untersuchende Kolloid, das andere die Vergleichsflüssigkeit enthielt, so ist diese Änderung der Badtemperatur für die Verläßlichkeit der Versuche natürlich gleichgültig, doch macht sie eine rechnerische Verwertung des Kurvenmaterials natürlich unmöglich. Zu den Erwärmungskurven benutzten wir als Wärmebad einen mit Wasser gefüllten Thermostaten von + 90° Temperatur. Eine dünne Paraffinschicht verhütete das Verdunsten des Wassers.

Zunächst mußten wir uns von der Verläßlichkeit der experimentellen Anordnung überzeugen und stellten darum Blindversuche an. Dafür ist nun Wasser wenig geeignet, weil es die lästige Eigenschaft hat, die Röhrchen beim Gefrieren zu zersprengen. Da nun der Gefrierpunkt des Benzols wenig von dem des Wassers entfernt ist, so füllten wir die beiden Versuchsröhrchen mit gleichen Mengen, 1,4 ccm, Benzol. Die Resultate zeigt die Figur 6[1]).

Zunächst wurde das Dewargefäß mit den Reagensgläsern in das Wärmebad gebracht und Kurve a erhalten. Dann wurde das heiße

---

[1]) Die Figuren 6—14, 22—25 sind entnommen aus Biochemische Zeitschrift, 18. Band, 1. u. 2. Heft, und 20. Band, 1. u. 2. Heft.

Gefäß in das Kältebad hineingestellt und b erhalten. Das Gefrieren tritt bei 0,24 Millivolt ein und dauert 18 Minuten. Kreuze und Punkte von a und b bilden mit großer Genauigkeit einen Kurvenzug.

**Benzol-Benzol.**

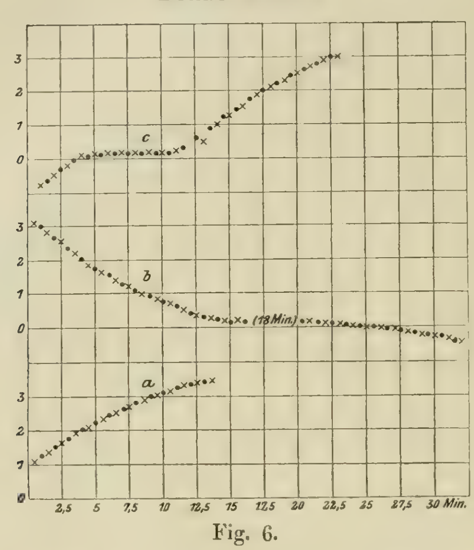



Fig. 6.

Das kalte Gefäß wurde wieder in das Wärmebad gestellt und c erhalten. Am Ende des Auftauens tritt eine Störung ein, die Kurven trennen sich für ein kurzes Stück, laufen dann aber wieder rasch. zusammen. Diese Erscheinung ist, wie man sich durch Herausheben der Reagensgläser leicht überzeugen kann, einer ungleichmäßigen Verteilung von festem Benzol zuzuschreiben. Die Benzol-Benzolkurven zeigen also, daß die Methode, außer beim Auftauen in der Nähe des Gefrierpunktes, verläßlich arbeitet.

Wir gingen nun dazu über, Versuche mit reversiblen Kolloiden anzustellen. Das lösungsähnlichste Kolloid, das mir bekannt ist, ist der Myricylalkohol[1]). Dieser Stoff ist eine für theoretische Versuche sehr geeignete Substanz. Die bei den Kolloiden sonst meist durch Elektrolytgehalt auftretenden Komplikationen fallen bei ihm fort, denn er ist im Wasser gänzlich unlöslich, dafür aber in allen Fettlösungsmitteln, z. B. Chloroform, Äther, Benzol, löslich. Seine chemische Konstitution als ein einwertiger, primärer Alkohol von der Formel $C_{30}H_{61}OH$ dürfte nach der Arbeit von Pieverling[2]) als erwiesen gelten. Sein ganzer chemischer Habitus, der dem der äußerst re-

---

[1]) Vgl. H. W. Fischer und O. Bobertag, Schles. Ges. f. vaterl. Kultur, 1908, Zur Theorie der reversiblen Sole.

[2]) Ann. 183. 344.

aktionsträgen Paraffine sehr ähnlich ist, bürgt dafür, daß er sich bei den Versuchen nicht etwa chemisch verändert.

Dieser Körper ist aus folgenden Gründen recht interessant. In allen Lösungsmitteln, denen gegenüber wir sein Verhalten geprüft haben, nämlich Chloroform, Amylalkohol, Äthylalkohol, Äther und Benzol ist er in der Kälte beinahe unlöslich, doch nimmt seine Löslichkeit bei steigender Temperatur rasch zu. In der Wärme ist er zweifellos in wahrer Lösung, denn er diffundiert dann rasch durch eine Pergamentschicht. Seine Lösung wird übrigens wahrscheinlich auch die richtige Dampfdruckerniedrigung zeigen, denn K. Struve[1]) konnte kürzlich das Molekulargewicht des Kohlenwasserstoffs $C_{60}H_{122}$, der übrigens ganz genau dasselbe physikalisch chemische Verhalten wie Myricylalkohol zeigt, aus der Siedepunktserhöhung im Benzol zu etwa 900 bestimmen. Kühlt man eine solche Lösung in Chloroform oder Amylalkohol plötzlich ab, so tritt bis zu einer Konzentration von 2% bei Zimmertemperatur Gallertbildung ein, d. h. die ganze Masse erstarrt zu einer halbfesten, Verschiebungs-Elastizität zeigenden Masse. Der Alkohol vermag nun nicht mehr durch ein Membran zu diffundieren.

Übrigens hat auch in der Kälte Myricylalkohol die Fähigkeit, in seinen Lösungsmitteln zu quellen. 1,5 Gramm Myricylalkohol vermögen 5 ccm Chloroform aufzunehmen, sodaß gar keine Flüssigkeit mehr übrig bleibt, sondern das Reagensglas mit einer starren Masse körniger Struktur erfüllt ist. Bei kleinerer Konzentration bleibt eine Flüssigkeit übrig, während die Gallerte einen zähen Propf bildet. Wir beschlossen, diese Substanz auf ihre kalorischen Verhältnisse beim Erwärmen und Abkühlen zu untersuchen.

Ich will zunächst die Erwärmungskurven besprechen, also die Kurven a der Figuren 7 und 8. Bei einer Temperatur von etwa 1,5 Millivolt (ca. 30°) beginnen sich die Kreuze, die den Myricylalkohol bedeuten, von den Punkten zu trennen, die Trennung nimmt schließlich sehr beträchtlich zu, wobei die Kreuze immer unterhalb der Punkte bleiben, um dann bei höherer Temperatur schließlich wieder zusammenzulaufen.

Andererseits zeigen die Abkühlungskurven — die Kurven b — die wir vorläufig bloß bis zu dem bei ca. 0,25 Millivolt gelegenen Gefrierpunkt verfolgen wollen, gleichfalls eine entsprechende Störung, indem sich diesmal ziemlich scharf zwischen 2,0 und 2,4 Millivolt (40—48°) die Punkte von den Kreuzen trennen. Diesmal aber bleiben die Kreuze stets oberhalb der Punkte. Es ist also ganz klar, daß bei der Erwärmung ein Vorgang verläuft, der Wärme verbraucht, bei der Abkühlung ein solcher, der Wärme liefert.

---

[1]) Ann. d. C. 362. 123.

Man frägt sich nun, wie es kommt, daß die Kurven hinterher wieder zusammenlaufen. Das erklärt sich daraus, daß, wenn die

**Myricylalkohol-Benzol.**

0,22 gr auf 4,15 ccm.




Fig. 7.

**Myricylalkohol-Benzol.**

0,6 gr auf 4,15 ccm.

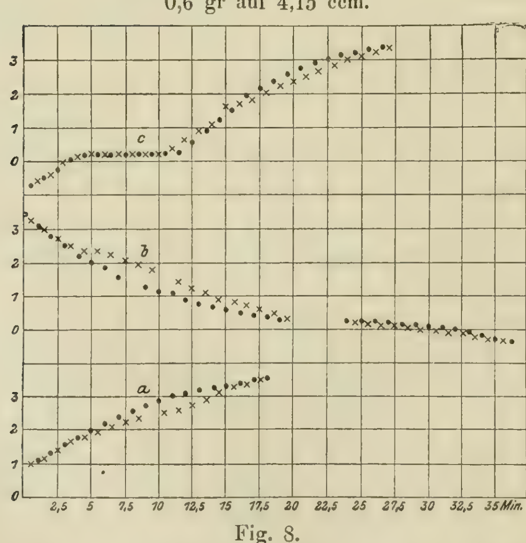



Fig. 8.

Reagensgläser auf verschiedener Temperatur sind, von den wärmeren nach den kälteren Gefäßen Wärme strömt. Dadurch wird also der

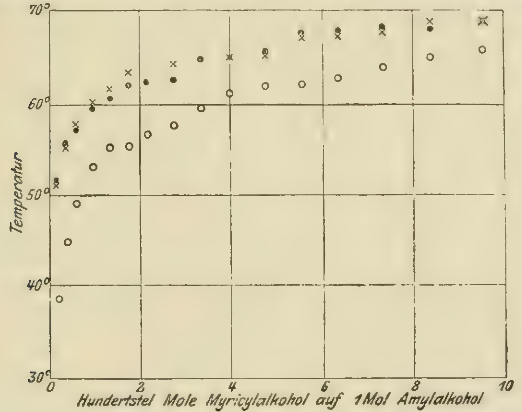
Temperaturunterschied zwischen den beiden Gefäßen ausgeglichen, so daß sich kleine zufällige Verschiedenheiten weniger geltend machen, und kleine Störungen sich kompensieren können.

Wenn man nun in dem Intervalle, in dem sich die Kurven voneinander trennen, die Gefäße gelegentlich heraushebt, so kann man nicht im Zweifel sein, daß die Lösung resp. Abscheidung des Myricylalkohols die Ursache ist. Aus den Ergebnissen unserer schon zitierten Arbeit läßt sich der Verlauf der Kurven bis auf die kleinsten Einzelheiten erklären.

Es gelang uns dort experimentell und theoretisch den Nachweis zu führen, daß die Löslichkeit des Myricylalkohols in allen von uns verwandten Lösungsmitteln, z. B. Äthyl- und Amylalkohol, Äther, Chloroform, Benzol ungeheuer schnell mit der Temperatur ansteigen muß.

Zum Beleg geben wir die Löslichkeitskurve im Amylalkohol wieder (Figur 9). Man sieht, daß hier die Löslichkeit bei 50° noch

**Löslichkeit des Myricylalkohols in Amylalkohol.**




1. Punkte: bei steigender Temperatur. 2. Kreise: bei fallender Temperatur.
3. Kreuze: wieder bei steigender Temperatur.

Fig. 9.

unter 1% liegt, während bei noch nicht 70° der Punkt der kritischen Löslichkeit schon beinahe erreicht ist.

Bei den Erwärmungskurven bedeutet also die Trennung der Kreuze von den Punkten, die bei ca. 30° stattfindet, nichts weiter, als daß die Löslichkeit anfängt sich geltend zu machen und die Lösungswärme zu verschwinden. Die größte Trennung zwischen Kreuzen und Punkten liegt bei beiden Kurven bei ungefähr 53°.

Man darf dabei nicht übersehen, daß die spezifisch schwerere Myricylalkoholgallerte am Boden des Gefäßes liegt und so tatsächlich für die Lösung des schwer diffundierenden Stoffes nur die in seiner

unmittelbaren Nähe befindliche Flüssigkeit in Betracht kommt. Genau so erklärt sich auch das S der Kurve b. Hier ist die Trennung der Kreuze von den Punkten viel schärfer, die Kurve scheint einen Augenblick der t-Achse parallel zu laufen. Dieser Punkt liegt bei der konzentrierten Kurve bei ungefähr 2,4 Millivolt, entsprechend 48°, bei den verdünnteren etwas niedriger, bei 2,1 Millivolt (42°). Er liegt also von dem Punkte des weitesten Auseinandergehens der a-Kurven um etwa 10° entfernt, und ein Blick auf die Löslichkeitskurve zeigt, wie erheblich sich in diesem Intervalle die Löslichkeit ändern kann. Daß die Biegung schärfer ist wie die der a-Kurven, erklärt sich daraus, daß die Lösung bei der Abkühlung übersättigt worden ist, diese Übersättigung sich — bei der konzentrierten Lösung zuerst — aufhebt und nun die Lösungswärme einer größeren, auf einmal ausfallenden Menge Myricylalkohols mit einem Schlage auftritt.

Die Kurven c stellen dagegen den Verlauf einer abermaligen Erwärmung dar. In den beiden dargestellten Fällen tritt die schon vorhin beim Benzol geschilderte Störung durch ungleichmäßige Verteilung des festen Benzols ein, und zwar bei 3 so, daß die Punkte anfangs unter den Kreuzen laufen, bei 4 umgekehrt. In beiden Fällen stellt sich aber binnen kurzem das Verhältnis ein, wie es nach dem Verlauf der a-Kurve zu erwarten wäre. Die Kreuze geraten unter die Punkte, bei 3 mehr als bei 4, der Konzentration entsprechend. Man kann also wohl mit Recht annehmen, daß bei der abermaligen Erwärmung keine weitere Veränderung des Myricylalkohols eintritt. Nun war in a der Myricylalkohol nur wenig verteilt und saß in seiner Hauptmenge am Boden, während bei c durch das vorübergehende Abkühlen die ganze Flüssigkeit gelatiniert war. Die beiden Zustände müssen also im wesentlichen identisch sein.

Wir kommen jetzt zu unserem Hauptpunkte, nämlich zum Gefrieren der Gallerte. Wenn in der Gallerte ein erheblicher Teil des Wassers fester gebunden wäre, so müßte diese Menge mit ihrer Schmelzwärme ausfallen, d. h. die Myricylalkoholkurve sich früher schon wieder zu senken beginnen wie die Kurve des Benzols. Später aber, wenn das adsorbierte Benzol zu gefrieren beginnt, müßte seine Schmelzwärme in Erscheinung treten, und die Kurve des Röhrchens mit dem Myricylalkohol, die ja in der Zeit von dem wärmeren Gefäß mit Benzol Wärme an sich gezogen hat, müßte nun die Kurve des Benzols schneiden. Die auf der Zeichnung dargestellten Kurven zeigen auch tatsächlich nach Beendigung des Gefrierens eine gewisse Neigung, auseinander zu laufen, aber bei der einen der gezeichneten Kurven laufen die Kreuze über den Punkten, bei der andern die Punkte über den Kreuzen, das deutet auf einen experimentellen Fehler hin. Und zwar bestand dieser darin, daß wir in der Pause des Gefrierens, um

die Temperatur des Bades konstanter zu halten, die gesättigte Chlorcalciumlösung mittelst eines Hebers abließen und neue Kältemischungen nachfüllten. Da so durch ganz ungleichmäßig verteilte Eisstücke gekühlt wurde, mußten die Gefäße auch ungleichmäßig beeinflußt werden. Wie wir das Nachfüllen unterließen, hörten auch die Unregelmäßigkeiten auf und wir erhielten nun Kurven, in denen die Punkte mit großer Annäherung in der Kreuzkurve verlaufen[1]). Groß also kann die Menge des Benzols, das in der Myricylalkoholgallerte so fest adsorbiert ist, daß sein Dampfdruck nur noch die Hälfte oder ein Drittel des normalen beträgt, unmöglich sein. Bei dem Gefrieren wird auch die Struktur der Gallerte etwas verändert. Sie stellt sich beim Auftauen als eine Art Pfropf dar, aus dem die Flüssigkeit herausfließt. Aber auch die Wärmetönung, die diesen Vorgang begleitet, kann nur klein sein. Vielleicht wird dabei etwas Wärme entwickelt und so verdeckt, daß ein Teil des Benzols nicht mit ausfriert.

Daß von der adsorbierten Flüssigkeit tatsächlich eine, wenn auch sehr geringe Menge etwas fester gebunden sein muß, zeigt die Verdampfungsgeschwindigkeit des Chloroforms aus einem Chloroformgel des Myricylalkohols (Fig. 10). Da der Dampfdruck des Chloroforms in

**Verdampfungsgeschwindigkeit des Chloroforms im Myricylalkoholgel.**

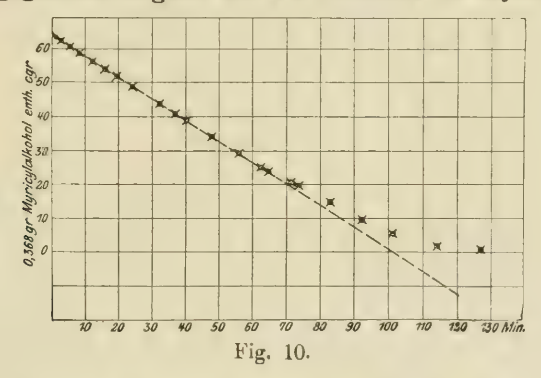



Fig. 10.

der atmosphärischen Luft normal gleich 0 ist, so muß natürlich alles bis auf die letzte Spur verdunsten, deswegen wird die Verdampfungsgeschwindigkeit um so größer sein, je höher der in der Myricylalkoholgallerte herrschende Dampfdruck ist. Das Myricylalkoholgel, mit dem wir arbeiteten, war durch langsames Abkühlen einer ziemlich verdünnten Myricylalkohollösung[2]) dargestellt und dann durch Um-

[1]) Vgl. Tabelle 6, S. 78 unten, Bioch. Zeitschr., 18. Bd., Über das Ausfrieren von Gelen, 1909.

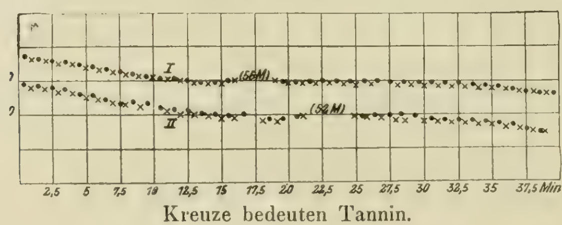
[2]) Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur, 1909.

stürzen des zugeschlossenen Rohres und längeres Stehen getrocknet worden. Kurz vor dem Versuch wurde die Röhre aufgesprengt, der Myricylalkohol in ein Wägegläschen getan, dieses auf eine analytische Wage mit geöffneten Türen gestellt und die Zeit bestimmt, zu der ein bestimmtes, schon vorher aufgelegtes Gewicht erreicht war. Das Ergebnis zeigt die Kurve Fig. 10. Die Verdampfungsgeschwindigkeit bleibt solange fast ungeändert, bis fast alles Chloroform verdunstet ist. Nur eine etwa 10% des Myricylalkohols betragende Menge scheint fester gebunden zu sein. Um das Fehlen der Schmelzwärme dieser geringen Menge nachzuweisen, ist die Gefriermethode nicht genau genug.

Danach ist das Verhalten des Tannins leicht verständlich, dessen Löslichkeit, wie wir gesehen haben, in der Gegend des Nullpunktes stark abnimmt. Da das Tannin das Eisen der Thermoelemente angreift, so haben wir die a-Kurven garnicht und von den b-Kurven nur die um den Gefrierpunkt herum gelegenen Stücke aufgenommen. Das Resultat zeigen die Kurven I und II der Fig. 11,

**Tannin-Wasser.**

ca. 0,6 gr auf 4,15 ccm.




Kreuze bedeuten Tannin.

Fig. 11.

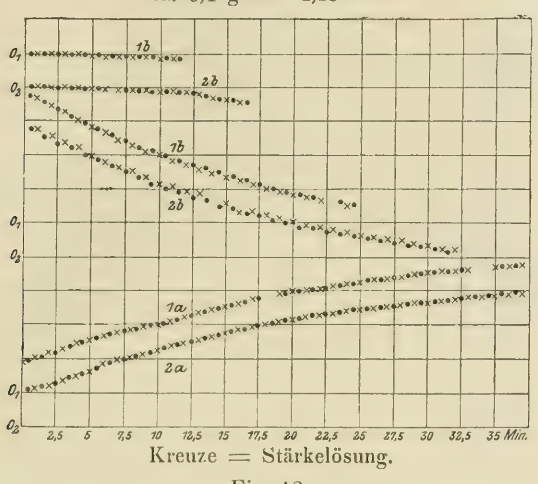
wovon I 0,6 und II 0,9 Gramm Tannin auf 4,1 ccm Wasser enthält. Die Kreuze trennen sich, je näher man an den Nullpunkt herankommt, mehr und mehr von den Punkten, während sich doch sonst gerade in diesem Gebiet relativ geringen Temperaturgefälles Differenzen durch Wärmeaustausch zwischen den beiden Gefäßen auszugleichen pflegen. Die Trennung bleibt auch nach der Beendigung des Gefrierens bestehen. Auch hier kann man keinen Augenblick im Zweifel sein, daß die Abnahme der Löslichkeit die Ursache der Trennung ist (vgl. Seite 144). Die Lösung trübt sich zunächst, die Trübung wächst und schließlich bildet sich ein Tanninniederschlag. Wir haben es also in diesem Falle mit einer schwachen, aber deutlichen Wärmetönung zu tun. Denn die Trennung beginnt schon kurz vor dem Nullpunkte und ist bei II, das die größere Menge Tannin enthält, beträchtlicher wie bei I. Daß sie auch nach dem Gefrieren bestehen bleibt, kann entweder daher rühren, daß während des Gefrierens ein Teil der freiwerdenden Schmelzwärme zur Ausscheidung des Tannins

hat verwandt werden müssen, oder es könnte auch das Tannin etwas Wasser fest adsorbiert haben.

Schon nicht mehr so lösungsähnlich ist die sogenannte lösliche Stärke. Wie das Fig. 12 zeigt, kann von einer erheblichen Trennung

**Lösl. Stärke-Wasser.**

ca. 0,4 gr auf 4,15 ccm.




Kreuze = Stärkelösung.

Fig. 12.

der Kreuze von den Punkten sowohl beim Erwärmen wie beim Abkühlen keine Rede sein. Das hinter dem Gefrierpunkt gelegene Stück der Kurve b ist, um Platz zu sparen, über diese gezeichnet worden. Die Kreuze verlaufen mit sehr befriedigender Übereinstimmung in der Punktkurve. Die a- und b-Kurve sind deswegen interessant, weil Zsigmondy[1]) beobachtet hat, daß das in der Kälte von Submikronen wimmelnde Gesichtsfeld in der Wärme nur den Lichtkegel der Amikronen zeigt. Die Wärmetönung, die diese Veränderung begleitet, kann nach meinen Versuchen nur klein sein. Übrigens ist das Arbeiten mit löslicher Stärke schon recht unangenehm, weil man die Stärke in das heiße Wasser schütten muß, wobei erhebliche Mengen an den Wänden des Rohres kleben bleiben, die die Flüssigkeitsmenge beim Abspülen durch zähes Haften verringern. Diese hängengebliebenen Flüssigkeitsreste stören auf alle Weise die Versuche, namentlich bei der Abkühlung, so daß den bei I und II entgegengesetzt liegenden Differenzen der Kurven keine Bedeutung beizumessen ist.

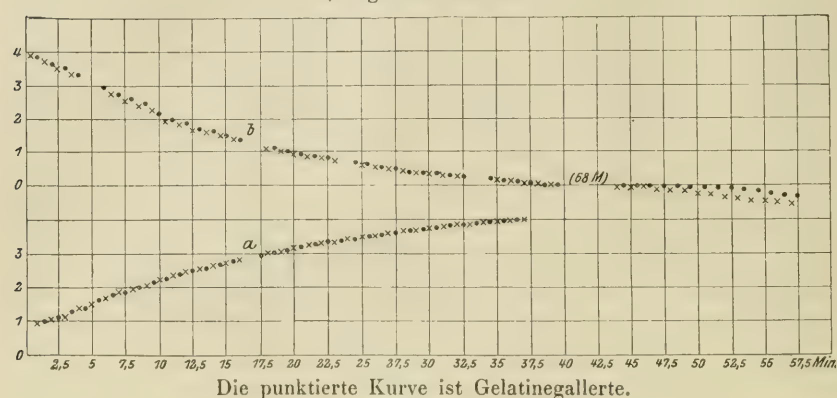
Ein ganz eigenartiges Verhalten dagegen zeigt die Gelatine. Wenn man das Dünnflüssigwerden eines solchen reversiblen Gels als eine Art Lösungsvorgang auffaßt, so sollte man erwarten, daß sich vielleicht

[1]) Z. Erkenntn. d. Kolloide, Jena 1904, S. 174.

beim Erwärmen oder auch beim Abkühlen etwa in der Gegend, wo die betreffende Gelatine erstarrt, eine Trennung der Kreuze von den Punkten zeigt. Wie aber die a- und b-Kurven der Figur 13 zeigen,

**Gelatine-Wasser.**

0,43 gr auf 4,15 ccm.

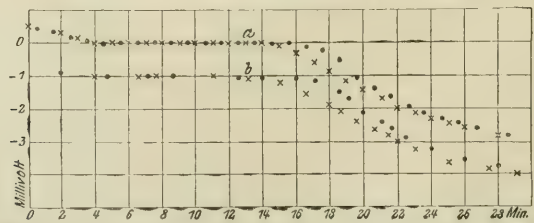



Die punktierte Kurve ist Gelatinegallerte.

Fig. 13.

scheint der Vorgang keine so erhebliche Wärmetönung zu besitzen, daß man ihn dadurch nachweisen kann. Das war auch nach den Versuchen von Wiedemann und Lüdeking[1]) zu erwarten, die die Quellungswärme zu + 6, die Lösungswärme zu — 3,7 Kalorien pro Gramm Gelatine bestimmt haben. Unsere 4 ccm Wasser enthalten nur 0,4 g Gelatine, also liegen die zu erwartenden Wärmemengen von ca. 1 Kalorie unter der Fehlergrenze unserer Methode. Dagegen trennen sich die Kurven nach Beendigung des Gefrierens, und zwar verläuft die Kurve der Gelatine erheblich über der des Wassers. Diese höchst auffallende Erscheinung wurde noch durch weitere Versuche kontrolliert und jedesmal wieder aufgefunden. Das zeigen z. B. die Kurven der Figur 14, bei denen als Kühlung Alkohol

**Gefrieren von Gelatine, a und b.**




b ist um ein Millivolt nach unten verschoben. Die Punkte sind Gelatinegallerte.

Fig. 14.

---

[1]) Annal. d. Physik III, 35, 552. 1888.

und Kohlensäure verwandt worden ist. Es ist diesmal auch die kleine Abänderung getroffen worden, daß das Vergleichsgefäß nicht bloß Wasser enthält, sondern genau dieselbe Menge, aber ungelöste Gelatine. Bekanntlich quillt ein Blättchen Gelatine in Wasser nur ziemlich langsam auf. Schiebt man also ein Röllchen Gelatine in das Versuchsglas und pipetiert die nötige Menge Wasser erst unmittelbar vor dem Einsenken hinzu, so kann sich die Gelatine in der kurzen Zeit nicht erheblich ändern. Das andere Versuchsröhrchen enthält genau dieselbe Menge, diesmal durch Erhitzen gelöster Gelatine. Nach dem Herausheben aus dem Kältebade zeigte sich, daß der Inhalt der beiden Gefäße, die natürlich zersprengt worden waren, aus nur wenig verschiedenem Eise bestand. Beim Auftauen lieferte die Gallerte einen zusammenhängenden Pfropfen, aus dem das Wasser wie aus einem Schwamme herauslief, was bekanntlich bei ungefrorener Gelatine-Gallerte keineswegs der Fall ist. Aus dem Vergleichsgefäß dagegen ließ sich das nur wenig veränderte Gelatineröllchen wiedergewinnen.

Wenn nun die Gelatinegallerte wirklich erhebliche Mengen von Wasser in fester Bindung enthielt, so müßte nach Beendigung des Gefrierens die Gefrierkurve der Gallerte unterhalb der des Wassers verlaufen. Sie verläuft aber auch bei diesen Versuchen bis zu etwa $10^0$ oberhalb.

Diese Erscheinung kann nun zwei Gründe haben:

1. könnte man annehmen, daß die Gelatine aus zwei Bestandteilen besteht, deren einer die Gallerte bildet, während der zweite, der „Schutz", gelöst bleibt. Wenn nun der Punkt der kritischen Löslichkeit für den Schutz in Wasser unterhalb des Gefrierpunktes läge, so könnte seine Trennung von dem Lösungsmittel wohl die beobachtete Wärme liefern. Bei gewöhnlicher Temperatur würde er dann natürlich in der bekanntlich stets etwas feuchten Gelatine gelöst sein, also sich beim Einsenken in Wasser gar nicht mehr durch Auftreten einer Wärmetönung bemerkbar machen. Für diese Anschauung sprechen die Versuche von Menz[1]). Wäre es nun möglich, die c-Kurve bei abermals steigender Temperatur aufzunehmen, so würde sich dieser Punkt wohl entscheiden lassen. Das ist mir aber, weil die Reagensgläser beim Gefrieren stets zersprengt werden, leider nicht gelungen.

2. Könnte die Gelatine beim oder durch das Gefrieren wohl irgendeine irreversible chemische oder physikalische Änderung erleiden, bei der Wärme frei wird, d. h. altern. Dafür spricht die geschilderte Veränderung der Gallerte nach dem Auftauen. Jedenfalls aber zeigen

[1]) Zeitschr. f. phys. Chem., 66, 129, 199.

diese Versuche mit absoluter Sicherheit, daß das Wasser in der Gelatinegallerte wirklich gefriert, und nicht etwa, wie I. Alexander behauptet, in amorpher Form erstarrt.

### d) Zusammenfassung.

Aus den Versuchen mit unbelebten Kolloiden ergibt sich also folgendes: Die Kolloide zeigen sich in außerordentlich verschiedenem Grade gegenüber der Kälte empfindlich. Bei einigen von ihnen genügt schon eine geringe Abkühlung, um ihre Eigenschaften dauernd zu verändern, während andere selbst durch Einwirkung der Temperatur der flüssigen Luft nicht beeinflußt werden. Gewisse dieser Stoffe müssen ein höchst eigentümliches Verhalten zeigen. Im allgemeinen sind die Veränderungen, die sie erfahren, reversibel, doch treten bei Abkühlung auf ganz bestimmte Temperaturen irreversible Änderungen auf. Die Lage dieses Irreversiblitätspunktes wird durch das Alter und die Vorgeschichte bestimmt. Die Veränderungen, welche ein Kolloid beim Gefrieren erleidet, werden von — oft sehr erheblichen — Wärmetönungen begleitet, die die Schmelzwärme des ausfrierenden Wassers je nachdem größer oder kleiner erscheinen lassen.

# II. Hauptteil.

## Das Erfrieren von Tieren und Pflanzen.

### Einleitung.

Wir gehen jetzt dazu über, das Erfrieren von Tieren und Pflanzen zu besprechen, und zwar werden wir die Versuche bei den Tieren von denen bei den Pflanzen gesondert behandeln. Nicht aus dem Grunde, weil das physikalisch-chemische Verhalten z. B. eines erfrierenden Froschmuskels wesentlich von dem eines erfrierenden Blattes verschieden ist, sondern aus dem rein äußerlichen Grunde, um dem Leser eine bessere Orientierung zu ermöglichen.

Wir kommen nun auf ein Gebiet, wo fast jeder klangvolle Name der Tier- oder Pflanzenphysiologie vertreten ist, und unter diesen eine Reihe von Autoren, die nicht zum wenigsten berühmt sind wegen der Vollendung, mit der sie den Resultaten ihrer Forschungen einen sprachlichen Ausdruck zu verleihen verstanden haben. So wird denn der Verfasser in diesem Teile soweit wie irgend möglich diese Männer selbst sprechen lassen. Es dürfte ja auch den Leser mehr interessieren, wenn der Beobachter selber spricht, als wenn ihm eine — der Unmittelbarkeit der Anschauung entbehrende — Beschreibung gegeben wird. Eigene mikroskopische Beobachtungen an gefrorenen Tieren z. B. hat der Verfasser garnicht gemacht, doch findet man glücklicherweise darüber viele Angaben, so viele, daß nur ein kleiner Bruchteil davon hier aufgeführt werden kann.

So werden wir zunächst über das Bild sprechen, das gefrierende Zellen dem Auge oder auch dem Mikroskope geben. Dann werden wir auf die Frage nach der Lage des Todespunktes und nach seiner Abhängigkeit von äußeren Bedingungen kommen und zum Schluß über die Ergebnisse der kalorischen Methode berichten.

### 1. Die gefrorenen Zellen.

Zunächst erhebt sich die Frage, gefriert das Wasser wirklich in den Zweigen der Bäume, oder bleibt es — etwa in amorpher Form — unter dem Zwange der Plasmakolloide flüssig, wie z. B. Reum behauptet. Nägeli geht auf diesen Punkt ausführlich ein. „Es gibt zwei Gründe, welche beweisen, daß viele den Winter über ausdauernde Pflanzenteile wirklich gefrieren. Der eine besteht darin, daß

dieselben Verhältnissen ausgesetzt sind, welche diese Wirkung mit physikalischer Notwendigkeit herbeiführen. Wenn auch die Baumrinde die Wärme schlecht leitet, so schützt sie doch nicht vollständig, und es müssen die Bäume und Sträucher in unseren Alpen und im hohen Norden nach wochen- und monatelanger Kälte die Lufttemperatur annehmen. Überdem ist ja im Innern der Baumstämme eine Kälte von 15—17° nachgewiesen[1]). Die immergrünen Blätter der Nadelhölzer, der Stechpalme, des Buchsbaums sind durch keine Rinde geschützt; in gleicher Weise verhalten sich Moose und Flechten an Baumstämmen und Felsen. Und denkt man gar an die zahlreichen, aus einer einzigen Zelle oder aus einer einfachen Reihe von Zellen bestehenden Algen, welche in Bächen, an Brunnen, Wasserfällen, Felsen, Mauern und auf Baumrinde, selbst auf ewigem Schnee leben und bloß durch eine mit Wasser getränkte Membran von 1/50 bis 1/100 mm Dicke und darunter geschützt sind, so ist es ganz sicher, daß bei diesen Gewächsen die Zellen genau der umgebenden Temperatur folgen und somit gefrieren, obgleich bei sehr vielen ohne nachteilige Folgen für ihr Leben."

Schon mit bloßem Auge kann man sehen, daß Pflanzen unter dem Einfluß der Kälte Veränderungen erleiden. „Die krautartigen Vegetabilien werden bei dem Gefrieren steif und spröde", berichtet Kunisch. „Sie bekommen ein glasartiges Aussehen, indem sie meist durchscheinender werden, als sie in frischem Zustande sind, und auf der Oberfläche einen entsprechenden Glanz erhalten. Auch Umwandlungen in der Farbe stellen sich nicht selten ein. Das Grün der Blätter nimmt in der Regel eine dunklere oder hellere Nuancierung an oder es wird durch Auftreten einer anderen Farbe mehr oder minder gedeckt. In manchen Fällen erstreckt sich die Farbenänderung über das ganze Blatt, in anderen ist sie lokal beschränkt. Besonders häufig werden beobachtet schwarze, braune und gelbe Flecken, welche auf der ganzen Blattfläche oder bloß in der Mitte, oder auch nur am Rande erscheinen. Zu den selteneren Erscheinungen gehört das Auftreten von Rot, wie es sich an den sonst weißen Partien der neuentwickelten Blätter von Phalaris arundinacea picta bei Frostwirkung einfindet. Auch manche Blüten wechseln beim Gefrieren ihre Farbe. Meist geschieht dies, indem sie ihren Grundton mehr oder weniger mit Braun vermischen. Die Blüten einiger Orchideen werden bei der Vereisung blau." (Göppert, Müller-Thurgau, Molisch.)

---

[1]) Krutsch fand am 23. Dezember 1853 bei einer Lufttemperatur von —23° in lebenden Stämmen von Kiefern und Spitzahorn — 20,9° (vgl. E. Ebermayer, Die Temperatur der Waldbäume, verglichen mit der Luft- und Bodentemperatur des Waldes, I. 1873. S. 119—139).

Daß sich selbst im Innern dicker Baumstämme Eis bildet, zeigte Schübler, indem er bei plötzlich eingetretenem Tauwetter mehrere sonst gesunde Bäume, die tags zuvor eine Kälte von — 14⁰ durchgemacht hatten, umschlagen ließ und in ihrem Innern zahllose Eiskriställchen nachwies. Auch Göppert fand Eiskristalle im Innern von Birken und Erlen, welche bei — 15⁰ R gefällt und im Warmhause bei + 10⁰ zersägt worden waren.

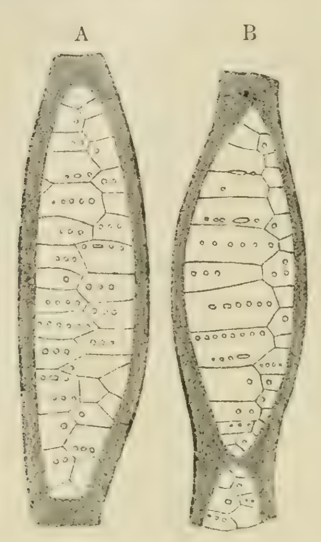
Die Anordnung dieser Eiskristalle ist übrigens keineswegs unregelmäßig. Wir finden darüber interessante Angaben, besonders bei Sachs und bei Müller-Thurgau. Sachs schreibt: „Wenn man einen 1 bis 2 cm dicken Längsschnitt aus der Kürbisfrucht 24 Stunden lang, vor Verdunstung geschützt, einer Temperatur von einigen Graden unter Null aussetzt, so findet man dann auf dem dichten Parenchym einen Überzug von Eiskristallen, die, auf der Schnittfläche senkrecht stehend, eine kompakte Masse darstellen. Die Seitenansicht eines solchen Kristallbündels, welches man in einem Tropfen kalten Wassers langsam schmelzen läßt, gibt ein sehr zierliches Bild. Die wie Basaltsäulen nebeneinander liegenden Eiskristalle schließen Luftblasen ein, welche in höchst regelmäßigen Längsreihen geordnet sind, die den Kanten der Säulen parallel laufen. Meist sind die Blasen einer Reihe gleich groß, und die ganze Reihe sieht dann aus wie eine lockere Perlenschnur[1].“

Auch in zufällig innerhalb eines Organs befindlichen Höhlungen werden beim Gefrieren solche Schichten zusammenhängender Eissäulen hervorgebracht (Müller-Thurgau).

Merkwürdigerweise scheint sich beim Gefrieren auch in Innern der Gewebe das Eis zu größeren Massen zusammenzutun. Müller-Thurgau schreibt darüber: „Saftige Pflanzenteile, wie Rüben, Kartoffeln, Dahlienknollen usw., die man während längerer Zeit einer Temperatur von — 5 bis — 10⁰ aussetzt, erhalten eine eigentümliche, klingend harte Beschaffenheit: sie sind gefroren. Durchschneiden wir mit einem kalten Messer einen solchen gefrorenen Pflanzenteil, so erblicken wir schon mit unbewaffnetem Auge inmitten des sonst gleichartigen Gewebes spröde, durchsichtige Körper, die sich mit der Messerspitze leicht aus der Gewebemasse herausziehen lassen, bringt man nun zarte Schnitte durch gefrorene Pflanzenteile unter das im Kältekasten befindliche Mikroskop, so zeigt sich auf den ersten Blick, daß die oben besprochenen Eismassen meist nur aus zwei Schichten parallel dicht nebeneinander stehender Eissäulen bestehen. (Vergleiche die Figur 15.) Die Lage der Eiskristalldrusen in einem gefrorenen Pflanzenteile ist nicht so willkürlich, wie man auf den ersten Anblick

[1]) Vgl. dazu Caspary, Stephan Elliot, Sir John Herschel, James D. Dana und Le Conte.

glauben könnte. Es läßt sich im Gegenteil mit einiger Übung schon bei der mikroskopischen Betrachtung einer Gewebepartie so ziemlich im voraus bestimmen, welche Lage eine evtl. dort auftretende Eis-




Krystalldrusen aus einer gefrornen Rübe nach Müller-Thurgau.
A aus dem Innern, B aus dem Rande.
Fig. 15.

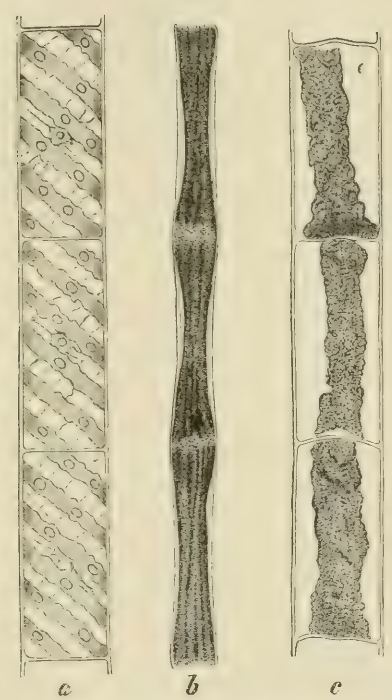
kristalldruse annehmen würde. (Sie werden nämlich durch die anatomische Struktur der Zellen bedingt.) Diese Eisklümpchen scheinen sich in den meisten Geweben zu bilden. In einem hartgesottenen Ei z. B., das dem Gefrieren ausgesetzt wird, bilden sich ganz verschieden gestaltete Eismassen. Im Innern des Dotter finden sich kleine, dem unbewaffneten Auge kaum sichtbare Eisdrusen, regelmäßig verteilt. Rings um den Dotter liegt eine Eisschicht, die unter dem Mikroskop als nicht aus Kristallsäulen bestehend sich erweist. Im Weißen des Eies sitzen zahlreiche, schon dem unbewaffneten Auge erkennbare Kristalldrusen, die aus Eissäulen zusammengesetzt sind. Bei hohen Kältegraden werden diese letzteren so mächtig, daß die dazwischen liegende Substanz nur noch als zartes Netz erscheint. Die ganze Oberfläche des Weißen ist wieder bekleidet mit einer zusammenhängenden ziemlich mächtigen Eisschicht, die aus schon dem bloßen Auge sichtbaren Eiskristallsäulen besteht."

„Auch in gefrorenen Tieren (Schmetterlingspuppen, Würmern) gelang es mir, größere, aus Kristallen zusammengesetzte Eisgebilde nachzuweisen. So war z. B. bei Regenwürmern, die in Erde einer Temperatur von — 6° ausgesetzt worden waren, der Verdauungskanal

von einer nicht unbedeutenden Eiskruste umgeben, die aus radial gerichteten Eissäulen bestand.“ (Müller-Thurgau.)

Wir haben also jetzt die Aufgabe zu erklären, wie es kommt, daß das Eis sich zu Klumpen, die oft hundertemal größer sind als die Zellen, ansammelt. Den Mechanismus der Erscheinung zeigen besonders Molisch's Versuche schön.

„Zum Versuche diente eine sehr dicke Form der Spirogyra mit relativ kurzen Zellen und sehr eng gewundenem Chlorophyllband (Fig. 16). Schaltet man einige lebende Fäden im Brunnenwasser




Spirogyra nach Molisch.
a vor dem Versuche, b gefroren, c aufgetaut.
Fig. 16.

liegend und vom Deckglas bedeckt, in den Gefrierapparat ein, so sieht man bei einer Temperatur von etwa — 3 bis — 6° Folgendes:

Zuerst gefriert das Einbettungswasser. Die Eiskristalle dringen Wolken gleich in dem Gesichtsfeld vor, bis sie unter reichlichem Abscheiden von Luftbläschen die Spirogyra völlig umschließen. Stellt man nun auf den Faden scharf ein, so bemerkt man deutlich, wie die Zellen binnen einer Minute oder in noch kürzerer Zeit mehr und mehr schrumpfen, indem ihnen von dem die Zelle umgebenden Eis das

Wasser entzogen wird. Das Chlorophyllband, früher samt dem Kern sichtbar, ist jetzt auf ein sehr enges Volumen zusammengesunken und nur mehr als eine grüne undifferenzierte Masse kenntlich (siehe Figur). Luftblasen bilden sich innerhalb der Zellen nicht. Unmittelbar nach dem Auftauen hat die Zelle ungefähr ihr früheres Volumen angenommen, die Chlorophyllbänder werden in vielen Zellen wieder deutlicher, aber während sie früher scharf begrenzt waren, erscheinen sie jetzt ebenso wie der Zellkern gequollen, mitunter zum Klumpen zusammengeschlossen und verraten durch ihr Aussehen nur zu deutlich den eingetretenen Tod (Fig. c). Wie groß die der Spirogyrazelle entzogene Wassermenge sein muß, geht schon aus dem bloßen Anblick der intakten und gefrorenen Zelle hervor, noch präziser aus der Messung. Der Durchmesser der frischen Zelle betrug in einem Falle 52,8 μ, der der gefrorenen 19,8 μ, der der aufgetauten 49,5 μ. In einem andern Falle waren die betreffenden Breitendurchmesser der Reihe nach 49,5, 19,8, 46,2. Dies entspricht einer Verkürzung des Durchmessers um etwa 40 Prozent. Vergleicht man die durch Gefrieren und die durch bloßes Eintrocknen geschrumpften Algenfäden miteinander, so fällt die Ähnlichkeit beider im Aussehen auf, die Größe des Wasserentzuges dürfte wohl auch in beiden Fällen nicht sehr verschieden sein und führt in dem einen wie in dem andern Falle zum Tode."

„Daß wirklich der Spirogyrazelle Wasser entzogen wird und daß dieses außerhalb der Zelle gefriert, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man frische Spirogyrafäden, nachdem sie durch Filtrierpapier durch behutsames Abtupfen von dem oberflächlich anhaftenden Wasser befreit worden, in Olivenöl einlegt und nun frieren läßt. Man kann dann deutlich unterm Mikroskop beobachten, wie das aus der Alge austretende Wasser, während diese sichtlich schrumpft, zu einer die Alge umgebenden Eisröhre erstarrt, die sich von dem Öl scharf abhebt. Ganz ähnlich verhalten sich Amoeba, Phycomyces nitens, Hefe, Spirogyra sp., Cladophora sp., Derbesia, Codium Bursa." Recht interessant sind besonders die Versuche mit Hefe, denn sie zeigen, daß die Wasserentziehung keineswegs den Tod mit sich bringt. Hefezellen halten, wie Versuche von Schumacher zeigen, noch bedeutend niedrigere Temperaturen als die von Molisch angewandten aus, trotzdem ihnen durch das Gefrieren so viel Wasser entzogen wird, daß Preßhefe nach dem Auftauen einen weichen Brei bildete. Doch nehmen die Zellen bald wieder Wasser auf und gewinnen ihre pralle runde Form, ihre deutliche Vakuole, mit andern Worten, ihr normales Aussehen wieder[1]).

---

[1]) Daß die von Molisch beobachteten Objekte durch die Kälte leider beinahe alle getötet werden, liegt an der von Mez mit vollem Rechte kritisierten Auswahl der Versuchsobjekte.

Wir haben also gesehen, daß das Wasser, welches die Eismassen bildet, den Zellen entzogen wird. Nun frägt es sich aber, warum es diese verläßt. Das ist in einem Falle sehr leicht zu erklären: nämlich, wenn man die Zellen, umgeben von einer größeren Menge Wassers, gefrieren läßt, so werden sich in dem Außenwasser viele Kristallkeime befinden, so daß in diesem die Kristallisation leicht beginnt. Die Eiskristalle wachsen aber nicht durch die Zellwandungen, die Zelle bleibt also ungeimpft. Da nun das Wasser einen viel höheren Dampfdruck hat als Eis, so wird es aus der Richtung des niedrigen Dampfdrucks strömen, d. h. die Zelle verlassen. In sehr hübscher Weise erklärt Müller-Thurgau, warum sich bei den von ihm untersuchten Objekten das Eis nicht innerhalb, sondern außerhalb der Zellen bilde. Nämlich, da die Wirkung der Kapillaritätskräfte auf die die Zellen von außen umkleidende Wasserschicht kleiner ist als wie auf das in der Zellwand selbst enthaltene Wasser, so hat das Außenwasser nicht nur einen höheren Gefrierpunkt, sondern läßt sich auch schwerer unterkühlen. Bildet sich dann in dieser Schicht das erste Eis, so strömt natürlich von allen Seiten das Wasser nach dem gebildeten Keime hin.

„So entstehen die Eisdrusen in den Interzellularräumen, die bekanntlich ursprünglich nicht mit Wasser gefüllt sind, und es findet diese Abgabe von Wasser nicht nur aus den zunächst an die Eisdrusen angrenzenden Zellagen statt, dasselbe strömt vielmehr auch aus größerer Entfernung herbei, um sich an die bereits vorhandenen Kristalle anzuschließen. Es geht dies schon aus den Größenverhältnissen der Kristalle und der anliegenden Zellen hervor, indem erstere oft das tausendfache Volumen der letzteren aufweisen."

„In recht schöner Weise wird das Herbeiströmen des Wassers zu den einmal gebildeten Kristallen dargelegt durch Vorkommnisse, wie sie Figur 15 beispielsweise zeigt. A stellt eine Kristalldruse aus dem Innern einer gefrorenen Rübe vor, während die Druse b am Rande unter einer Schicht von etwa 20 Zellen Mächtigkeit sich befand. Da nun im letzteren Falle zur Bildung der äußeren Kristallschicht der Druse so ziemlich nur das Wasser der außerhalb derselben gelegenen Zellschichten verwendet werden konnte, so hatten auch die nach außen hin gelegenen Kristalle der Druse nur geringe Längenausdehnung. Die nach innen gelegenen Kristalle derselben Druse zeigten dagegen eine bedeutendere Entwicklung; zu ihrem Aufbau konnten eben auch eine größere Anzahl von Zellen einen Teil ihres Wassers abtreten. — Die beiden Kristallschichten der im Innern gelegenen Druse A sind ungefähr gleich stark entwickelt, woraus zu schließen sein dürfte, daß bei gleichartiger Beschaffenheit des Gewebes von beiden Seiten so ziemlich aus derselben Entfernung das Wasser zur Bildung dieser Eisdruse herangezogen wird."

Ich glaube, durch diese Darlegungen ausreichend nachgewiesen zu haben, daß das Gefrieren der Pflanze als ein Austrocknungsprozeß aufgefaßt werden kann. Er ist von dem Entwässern im Schwefelsäure-Exsikkator nur dadurch verschieden, daß sich das Austrocknungsmittel, nämlich das Eis, im Inneren der Gewebe befindet, so daß die sämtlichen Schutzmittel, die eine gar zu schnelle Verdunstung des Wassers nach außen verhindern, in diesem Falle ganz wirkungslos sind. Da nun weiter im Innern der Pflanze Eis und Flüssigkeit einander recht nahe sind, so ist das Dampfdruckgefälle recht steil, also wohl imstande, in kurzer Zeit sehr energische Wirkungen hervorzubringen.

Sozusagen im Anhang hierzu mag auch noch die Tatsache besprochen werden, daß gewisse Bäume, z. B. Ailanthus glandulosa, Juglans, Paulownia, in einzelnen Jahren nach einer kalten Herbstnacht ihre Blätter alle auf einmal abwerfen, selbst wenn sie noch ganz grün sind. Mohl studierte diese Erscheinung und fand, daß die Blätter bei Paulownia durch eine Eisschicht, die sich zwischen Blattstiel und Blattnarbe gebildet hatte, von der Pflanze losgerissen werden. Müller-Thurgau fand nun, daß diese Schicht aus allerdings nicht ganz regelmäßigen Eisprismen bestehe und daß häufig auf die Dicke der Schicht zwei Kristalle kommen. Doch scheint die Hauptmenge des Wassers aus dem Blattstiele zu stammen. Denn auf der Seite der Blattnarbe sind die Säulen nur kurz. Sobald die Schicht dann auftaut, fällt natürlich das Blatt ab.

## 2. Die Veränderungen am Zellprotoplasma.

Nachdem wir uns nun mit der Frage beschäftigt haben, was aus dem ausfrierenden Wasser wird, kommen wir jetzt auf die Veränderung, die das Protoplasma beim Ausfrieren erleidet. Ich will da zunächst Kühne sprechen lassen, dessen Ausführungen hierzu höchst bemerkenswert sind. Seine Versuchsanordnung ist zwar recht mangelhaft, doch schildert er in einer reizenden, anschaulichen Art das Wiedererwachen des Lebens in einem gefrorenen Pflanzenteile: „Legt man die abgeschnittenen Staubfäden von Tradescantia virginica mit dem Objektträger in einem Wassertropfen auf eine Kältemischung von Eis und Kochsalz, so findet man nach dem Auftauen alles Protoplasma zerstört, zu krümeligen, geronnenen Klumpen zerfallen, die sich rasch mit dem violetten Farbstoffe imbibieren und keine Neigung haben, wieder ein Netz von fließendem Protoplasma zu bilden. Legt man dagegen die Haare in einen in die Kältemischung gesenkten dünnen Platintiegel, so daß sie auch ohne Wasserzusatz rasch gegen die Wände des Tiegels anfrieren, so erhält sich das Protoplasma länger als 5 Minuten in dieser Temperatür von ca. — 14° lebend. Ich zog

den Tiegel aus der Kältemischung heraus und brachte die Haare in Wasser unter das Mikroskop. Der Anblick, welcher sich mir darbot, war überaus merkwürdig, denn von dem Protoplasmanetze war keine Spur mehr zu sehen, sondern der violette Binnenraum der Zelle enthielt neben dem nackten Kerne eine große Anzahl gesonderter runder Tropfen und Klümpchen. Wenige Sekunden später begann in diesen eine sehr lebhafte Bewegung, sie veränderten ihre Umrisse, zogen sich lang aus und verkürzten sich wieder und gerieten dabei in eine wirbelnde Tanzbewegung. Des Vergleiches halber könnte man diese Produkte vegetabilische Amöben nennen, denn sie bewegen sich gerade wie Amöben, nur außerordentlich viel geschwinder als jene. Schon nach wenigen Minuten begannen die Körperchen zusammenzufließen zu einzelnen größeren Tropfen, und indem diese sich wieder mit anderen Gruppen vereinigten, stellte sich in einem Zeitraume von etwa 10 Minuten das ursprüngliche Protoplasmanetz wieder her, das auch nach 24 Stunden noch lebhaft strömend gefunden wurde. Länger als 15 Minuten darf man jedoch die Zellen auch ohne Wasserzusatz nicht in der niederen Temperatur halten, denn in diesem Falle unterliegen sie derselben Zerstörung, wie wenn man sie rasch einmal mit Wasser einfrieren gelassen hat."

Experimentell weit besser durchgeführt sind Molisch's Versuche. Wie verheerend die Wirkung der Abkühlung auf ein allerdings wohl recht empfindliches Objekt ist, mag der Leser aus folgenden Beispielen ermessen: „Als ich einen dünnen Flächenschnitt der Epidermiszellen von Tradescantia discolor, der die völlig intakten Epidermiszellen enthielt, im Wasser eingebettet und mit dem Deckglas bedeckt in den Gefrierapparat brachte und durch successives Hinzufügen einer Kältemischung in den Gefrierapparat für eine allmähliche Abkühlung sorgte, so daß die Temperatur von 0° auf — 5° erst innerhalb sechs Stunden sank, konnte ich folgendes beobachten: Zuerst gefror das Wasser außerhalb des Schnittes, dann blieb etwa eine Stunde alles unverändert, endlich erstarrte momentan in einzelnen Zellen der Inhalt. Ganz ähnlich wie bei Anthokyanlösungen tritt in der Zelle eine Scheidung ein, zwischen Wasser, welches zu Eis wird, und dem konzentrierten rotgefärbten Zellsaft, der in Form mehr oder minder großer Tropfen oder eines unregelmäßigen Netzes zwischen der Eismasse steckt. Mitunter treten in den Tropfen Fällungen in Gestalt sehr kleiner Anthokyankügelchen ein, die bei genügender Kleinheit durch ihre Molekularbewegung den flüssigen Aggregatzustand des rot gefärbten Zellinhaltes innerhalb des Eises bekunden. In den meisten Zellen treten auch zwischen dem Eis und in den Anthokyantropfen, oder besser gesagt, in den durch Anthokyan gefärbten Zellsafttropfen, kleine Luftblasen auf. Oft erscheint der rotgefärbte Zellsaft in so

zahlreichen Tropfen im Eise ausgeschieden, daß der Zellinhalt wie eine Emulsion aussieht. Auffallend ist, daß nicht alle Zellen gleichzeitig gefrieren, denn oft erstarrt eine Zelle und die ihr unmittelbar benachbarten erst ½ Stunde später. Ein großer Teil gefriert überhaupt nicht, aus solchen Zellen tritt das Wasser aus und friert draußen."

„Von Wichtigkeit ist, daß der Kern jetzt nicht mehr seine schöne, runde Form aufweist, sondern gewöhnlich geschrumpft, desorganisiert und nicht selten durch Anthokyan rötlich gefärbt erscheint. Der Tod der Zelle, der, nebenbei bemerkt, auch eintritt, wenn man einen Schnitt sehr langsam auftauen läßt, gibt sich auch durch das in der Zelle deutlich sichtbare Plasmagerinsel und durch die nun auffallend roten Zellmembranen, welche den größten Teil des Anthokyans postmortal speichern, in auffallender Weise zu erkennen."

„Man kann also sagen: Es ist zwar richtig, daß bei langsamer Abkühlung der Gewebe das Wasser der Zelle entzogen wird und außerhalb der Zelle friert, doch ist dies nur die Regel, keineswegs Gesetz, denn wie der Fall der Tradescantia discolor lehrt, kann auch Eis bei langsamer Abkühlung in der lebenden Gewebezelle entstehen".

Wir sehen also aus diesem Versuch, wie ernstlich die durch das Gefrieren hervorgebrachten Schädigungen sind. Denn da wir durch die Arbeiten von Ehrlich heute darüber unterrichtet sind, wie nahe die Färbbarkeit mit dem Chemismus zusammenhängt, so zeigt die Rotfärbung des Zellkerns, daß auch sein chemisches Verhalten vollkommen verändert ist.

Fortgesetzt worden sind dann diese Studien namentlich über die Zerstörung des Zellkerns in einer Reihe sehr schöner Arbeiten von Matruchot und Molliard[1]). Die Verfasser finden, daß beim Gefrieren das Wasser aus den pflanzlichen Zellen oder Geweben mit großer Geschwindigkeit herausströmt. Nicht bloß das Zellsaftwasser, sondern auch das, was in dem Cytoplasma und in dem Zellkern enthalten ist. In dem Zellkern und dem Cytoplasma bilden sich dabei Vakuolen, und das wasserarme Plasma nimmt dann beim Zellkern die Form eines Netzes mit weiten Maschen und groben Fäden an. Während es nun nicht leicht ist, die an dem Cytoplasma durch den Wasserverlust hervorgerufene morphologische Veränderung zu beobachten, so sieht man bei dem Zellkern deutlich, daß er nicht bloß

[1]) Die erste dieser Arbeiten ist leider kaum zu lesen, weil durch ein bedauerliches Versehen — wahrscheinlich beim Druck — die Seitenplatten durcheinander geraten sind. Die Arbeit beginnt z. B. auf Seite 401, daran schließt sich Seite 406 und 407, dann 404 und 405, so daß man erst nach vier Seiten auf die richtige Seite 402 kommt. Dieselbe Konfusion wiederholt sich noch einmal, man wird ganz unvermittelt in den Schluß versetzt.

sein Volumen verändert, sondern auch tiefgreifende Veränderungen seiner Struktur erfährt.

Da nun die Strömungen des Wassers im Zellkern, die durch das Drängen des Wassers nach außen entstehen, sich nur selten nach mehr als ein oder zwei Richtungen geltend machen, so erhält dadurch das Gerüst des Nukleoplasmas eine uni- oder bipolare Anordnung. Pole werden die Punkte, an denen das Wasser am leichtesten nach außen strömen kann. So erhalten sie mehr Wasser und weniger Chromatin als der Rest des Zellkerns. Das Chromatin sammelt sich also zu ringförmigen Gebilden, bei bipolarem Kern in der Äquatorgegend an. Nun finden die Verfasser weiter, daß, wenn man den Zellen ihr Wasser durch Plasmolyse oder durch langsames oder schnelles Austrocknen entzieht, man genau dasselbe Bild erhält wie beim Gefrieren, und sie bauen darauf eine Theorie des Gefrierens als Austrocknungserscheinung auf, die den Ansichten, die ich im folgenden vertreten werde, außerordentlich nahekommt. Auf gewisse, mit dem Absterben der Zellen vereinigte Erscheinungen werde ich noch später zu sprechen kommen.

## 3. Der Todespunkt.

### a) Der Todespunkt liegt bei einer scharf bestimmbaren Temperatur.

Wir haben uns bisher nur mit dem Gefrieren beschäftigt, ohne auf die Frage, ob das nun ein Erfrieren zur Folge hat, näher einzugehen. Nun zeigt sich aber, daß nicht jedesmal, wenn es zur Eisbildung in den Geweben kommt, der Tod eintritt: Gefrieren und Erfrieren sind nicht identisch. Vielmehr muß das gefrierende Gewebe noch bis auf eine ganz bestimmte Temperatur, den Todespunkt, abgekühlt werden. Es ist nun eine für tierische (H. W. Fischer, Bachmetjew) und pflanzliche (Molliard, Apelt, Voigtländer) Gewebe ganz allgemein gültige Tatsache, daß der Todespunkt bei einer auffallend scharf definierten Temperatur liegt, die sich fast mit derselben Schärfe ermitteln läßt wie etwa der Gefrierpunkt. Der Todespunkt fällt also keineswegs mit dem Punkte, wo die Hauptmenge des Wassers ausgefriert, zusammen, sondern er kann um viele Grade darunter liegen. Er hängt übrigens durchaus von der Natur und der Vorgeschichte der gefrierenden Zellen ab. Ich habe also jetzt zunächst zu beweisen, daß der Todespunkt bei einer scharf definierten Temperatur liegt.

Das ist eine Tatsache, die, wenn sie auch erst vor kurzem exakt bewiesen ist, doch schon lange bekannt ist. So ist es z. B. allgemein bekannt, daß in einem ungewöhnlich kalten Winter Obstbäume und

andere Holzgewächse erfrieren, welche die übliche Winterkälte jedes Jahr ohne Schaden ertragen haben. So kann denn auch Göppert in seinem Werk über die Wärmeentwicklung in den Pflanzen eine, auf Versuche von Bierkander, Thuin, Savi, Schübler und auch auf eigene Beobachtungen begründete Tabelle zusammenstellen, aus der man aus den erfrorenen Pflanzenarten sozusagen die Temperatur, die geherrscht hat, ablesen kann. Ich gebe einen Auszug aus dieser Tabelle wieder, weil sie mir in dieser Hinsicht nicht ohne Interesse erscheint, obgleich die einzelnen angegebenen Temperaturen wohl kaum in dieser Schärfe richtig sein dürften, denn sie sind natürlich nur in der Luft gemessen worden.

| | |
|---|---|
| Bohnen, Gurken, Kartoffeln, viele Gewächse südlicher Gegenden erfrieren, wenn die Temperatur sinkt bis auf | — 0° R |
| Weinreben verlieren ihre Blätter bei | — 1 bis 2° |
| Citrus decumana erfriert bei | — 1 bis 2° |
| Laurus Camphora | — 2 = 3° |
| Myrtus communis, Citrus medica und Aurantium | — 2 = 4° |
| Obstbäume verlieren Blätter und Blüten und Erica arborea erfriert bei | — 3 = 4° |
| Camellia japonica | — 3 = 5° |
| Ceratonia Siliqua, Nerium Oleander, Styrax officinalis, Yucca gloriosa | — 5 = 6° |
| Melia Azedarach, Pistacia Terebinthus, Laurus nobilis | — 5 = 7° |
| Punica Granatum, Quercus Suber, Jasminum officinale | — 5 = 8° |
| Arbutus Unedo, Quercus coccifera | — 6 = 8° |
| Cupressus sempervirens | — 7 = 8° |
| Ficus carica | — 7 = 9° |
| Rhamnus infectoria | — 9 = 11° |
| Prunus Laurocerasus, Pinus Pinea | — 8 = 11° |
| Rosa pimpinellifolia und andere zärtliche Rosen | — 13 = 15° |
| Periploca graeca, Cercis Siliquastrum | — 15 = 20° |
| Buxus sempervirens, Fraxinus Ornus, Morus papyrifera | — 16 = 20° |
| Vitis vinifera | — 20 = 21° |
| Rhododendron ponticum, Cytisus Laburnum | — 21 = 22° |
| Amygdalus communis, Persica vulgaris, Prunus Armeniaca, Ceanothus americanus, Rosa centifolia, Mespilus germanica | — 21 = 24° |
| Juglans regia, Castanea vesca, Clematis Vitalba, Kerria japonica | — 24 = 26° |
| Prunus domestica, Cerasus | — 25 = 26° |

| | | |
|---|---|---|
| Hedera Helix, Ilex Aquifolium . . . . . . . . | — 24 | » 26° |
| Pirus communis, Malus . . . . . . . . . . . . | — 25 | » 27° |
| Gleditschia triacanthos erträgt noch . . . . . | — 24 | » 27° |
| Liriodendron tulipifera, Carpinus Betulus, Fraxinus excelsior . . . . . . . . . . . . . . . . | — 27 | » 30° |
| Juniperus communis, Pinus Cembra ertragen . . | — 30 | » 40° |

Man kann nur dann erwarten, für ein Gewebe bei verschiedenen Versuchen immer dieselbe Zahl für den Todespunkt wiederzufinden, wenn die Versuchsobjekte in einem gewissen Sinne einander gleich sind. (Ich werde sofort näher darauf eingehen.) Wie scharf sich dann aber der Todespunkt bestimmen läßt, zeigt Apelt: Der Todespunkt der Kartoffelsorte Magnum bonum liegt bei — 3,02° = 44,1 Skalenteilen der Galvanometerskale, denn in einer ganzen Reihe hintereinander folgender Versuche erweisen sich bei 44,0 Skalenteilen die inneren Gewebe und das Kambium noch lebend, während sie bei 44,2 tot sind.

Hier mag gleich vorweggenommen werden, daß es Jensen und mir gelungen ist, ihn fast mit derselben Schärfe für Froschmuskeln zu ermitteln, während Bachmetjew für seine Insekten gleichfalls bis auf den Grad genaue Todespunkte ermitteln konnte. Eine besonders große Anzahl von Todespunktbestimmungen an pflanzlichen Objekten verdanken wir Rein. Dieser maß die Temperatur durch ein in die untersuchten Pflanzen hineingestochenes Thermoelement. Der Eintritt des Todes wurde durch die osmotische Methode mit Lösung von Kalisalpeter konstatiert. Seiner Arbeit entnehme ich die im folgenden abgedruckte Tabelle.

| M bedeutet Monocotyledon<br>D » Dicotyledon | | | Erfrierpunkt | Turgor in Atmosphären | Zellgröße in cbmm |
|---|---|---|---|---|---|
| Amomum Cardomomum, | Blattstiel | M | 2,00 | 6,30 | 0,00020 |
| Nepenthes Curtisii, | Blatt | D | 2,00 | 6,30 | |
| Cucumis sativus, | Frucht | D | 2,05 | 6,30 | 0,00164 |
| Vanilla aromatica, | Stengel | M | 2,10 | 6,30 | 0,00035 |
| Musa Ensete, | Blattstiel | M | 2,10 | 6,65 | 0,00039 |
| Solandra grandiflora, | Blattstiel | D | 2,12 | 6,30 | 0,00064 |
| Anthurium Scherzerianum, | Blattstiel | M | 2,14 | 6,65 | 0,00002 |
| Peristrophe speciosa, | Stengel | D | 2,19 | 6,30 | 0,00039 |
| Polypodium ireoides, | Blattstiel | [1] | 2,20 | 6,65 | 0,00039 |
| Ruellia mucronata, | Blattstiel | D | 2,22 | 6,30 | 0,00021 |
| Cucurbita Pepo, | Stengel | D | 2,23 | 6,65 | |
| Pothos aureus, | Stengel | M | 2,24 | 5,95 | 0,00049 |
| Bryophyllum calycinum, | Blattstiel | D | 2,26 | 5,95 | 0,00173 |
| Begonia | Stengel | D | 2,26 | 6,30 | 0,00034 |

[1]) Farn.

| M bedeutet Monocotyledon<br>D " Dicotyledon | | | Erfrierpunkt | Turgor in Atmosphären | Zellgröße in cbmm |
|---|---|---|---|---|---|
| Spironema fragrans, | Blatt | D | 2,26 | 6,30 | 0,00132 |
| Anthurium Grusoni, | Blattstiel | M | 2,26 | 6,65 | 0,00060 |
| Chamaedorea Lindeniana, | Blattstiel | M | 2,29 | 6,30 | 0,00008 |
| Gunnera chilensis, | junger Blattstiel | D | 2,30 | 5,95 | |
| Aregelia spectabilis, | Blatt | M | 2,30 | 5,95 | 0,00004 |
| Rhaphis flabelliformis | Blattstiel | M | 2,30 | 6,30 | 0,00012 |
| Phaseolus vulgaris, | Stengel der Keimpflanze | D | 2,30 | 6,65 | 0,00032 |
| Bertolonia marmorata, | Blattstiel | D | 2,33 | 5,95 | 0,00042 |
| Spathiphyllum cannaefolium, | Blattstiel | M | 2,33 | 6,30 | 0,00033 |
| Vanda suavis, | Blatt | M | 2,33 | 6,30 | 0,00015 |
| Tradescantia discolor, | Blatt | M | 2,34 | 6,30 | 0,00062 |
| Ceratonia Siliqua, | Blattstiel | D | 2,35 | 6,65 | 0,00004 |
| Dahlia variabilis, | Knolle | D | 2,50 | 6,65 | 0,00065 |
| Hyacinthus orientalis, | Zwiebel | M | 2,50 | 10,15 | 0,00145 |
| Apium graveolens, | Wurzel | D | 2,60 | 10,15 | 0,00015 |
| Pirus communis, | Frucht | D | 2,75 | 12,25 | 0,00200 |
| Pirus Malus, | Frucht | D | 2,70 | 13,30 | 0,00150 |
| Melianthus major, | Blattstiel | D | 2,90 | 5,95 | 0,00010 |
| Beta vulg. rapa | Blattstiel | D | 2,95 | 6,30 | 0,00200 |
| Ocotea canariensis, | Blattstiel | D | 3,00 | 6,65 | |
| Escallonia mucronata | | D | 3,10 | 7,00 | 0,00007 |
| Phillyrea latifolia, | Blattstiel | D | 3,30 | 7,00 | 0,00002 |
| Eucalyptus globulus, noch | unverholzter Stengel | D | 3,35 | 6,65 | 0,00001 |
| Laurus nobilis, | Blattstiel | D | 3,50 | 7,00 | 0,00005 |
| Viburnum Tinus, | Blattstiel | D | 4,00 | 6,30 | 0,00018 |
| Drimys Winteri, | Blattstiel | D | 4,00 | 6,65 | 0,00020 |
| Aucuba japonica, | Blattstiel | D | 4,00 | 7,00 | 0,00022 |
| Olea europaea, | Blattstiel | D | 4,10 | 6,65 | 0,00003 |
| Ruscus aculeatus, | Phyllocladium | M | 4,20 | 6,65 | 0,00005 |
| Durvillea dependens, | Blattstiel | D | 4,30 | 6,65 | 0,00006 |
| Colchicum autumnale, | Knolle | M | 4,45 | 10,85 | 0,00038 |
| Elodea canadensis, | Blatt | M | 4,60 | 5,60 | 0,00005 |
| Veronica speciosa, | Blattstiel | D | 4,80 | 6,65 | 0,00012 |
| Hydrilla verticillata, | Stengel | M | 5,00 | 5,95 | 0,00004 |
| Nerium Oleander | Blattstiel | D | 5,00 | 6,65 | 0,00004 |
| Beta vulg. rapa, | Wurzel | D | 5,00 | 16,45 | 0,00016 |
| Allium Cepa, | Zwiebel | M | 5,70 | 11,55 | 0,00112 |
| Chelidonium majus, | Stengel | D | 6,99 | 6,30 | 0,00012 |
| Mercurialis perennis, | Stengel | D | 7,30 | 5,95 | 0,00096 |
| Mespilus germanica, | Frucht | D | 7,50 | 12,60 | 0,00058 |
| Secale cereale, | Stengel | M | 7,80 | 6,65 | 0,00002 |
| Bellis perennis, | Stengel | D | 7,90 | 6,65 | 0,00002 |
| Senecio vulgaris, | Stengel | D | 8,45 | 6,30 | 0,00014 |
| Viola odorata, | Stengel | D | 9,30 | 7,70 | 0,00007 |
| Sempervivum latifolium, | Stengel | D | 11,20 | 5,60 | 0,00300 |
| Saxifraga elatior, | Stengel | D | 12,00 | 7,00 | 0,00109 |
| Sempervivum Mettenianum, | Blatt | D | 13,60 | 5,95 | 0,00056 |

| M bedeutet Monocotyledon<br>D = Dicotyledon | | | Erfrierpunkt | Turgor in Atmosphären | Zellgröße in cbmm |
|---|---|---|---|---|---|
| Saxifraga tenella | | D | 14,20 | 5,95 | 0,00020 |
| Fegatella conica | | [3] | 14,50 | 5,60 | |
| Spirogyra spec. | | [5] | 15,50 | 5,95 | 0,00030 |
| Helleborus niger, | Stengel | D | 15,80 | 5,95 | 0,00024 |
| Ceratodon purpureus | | [4] | 16,20 | 5,60 | |
| Sphagnum acutifolium | | [4] | 16,20 | 5,95 | |
| Cladophora spec. | | [1] | 20,70 | 6,30 | 0,00086 |
| Rhododendron ponticum | | D | 23,00 | 7,00 | 0,00005 |
| Hedera Helix, | Blattstiel | D | 23,30 | 6,65 | 0,00005 |
| Ilex Aquifolium, | Blattstiel | D | 24,00 | 7,35 | 0,00004 |
| Taxus baccata, | Blattspreite | [6] | 24,90 | 7,00 | 0,00002 |
| Stigeoclonium spec. | | [1] | 25,50 | 6,30 | 0,00054 |
| Vaucheria terrestris | | [1] | 31,90 | 4,90 | |
| Beggiatoa alba | | [2] | 47,00 | 54,00 | |
| Oscillaria antliaria | | [2] | 62,00 | 5,60 | |
| Oscillaria Froelichii | | [2] | 65,00 | 5,60 | |

Die Tabelle gibt außer den Erfriertemperaturen auch noch den in den Zellen herrschenden Turgor in Atmosphären und die Zellgröße wieder. Nun ist oft behauptet worden, daß Zellen um so schwerer erfrieren, je höher ihr Turgor ist oder je kleiner sie sind.

Rein schließt nun mit Recht aus seinen Versuchen, daß von einem solchen Zusammenhang gar keine Rede sein kann. Zum Beispiel hat die Zuckerrübe mit einer Turgorspannung von 16 Atmosphären den ziemlich hohen Erfrierpunkt von — 5, während Oscillaria Froelichii mit einer Turgorspannung von 5½ Atmosphären — fast dem niedrigsten in der Tabelle vorkommenden Werte — den außerordentlich niedrigen Erfrierungspunkt von — 65° hatte. Ebenso deutlich zeigt sich auch, daß zwischen der Zellgröße und der Erfriertemperatur gar kein Zusammenhang besteht.

Wahrscheinlicher dagegen ist, daß ein Zusammenhang zwischen dem Gehalt der Zelle an Elektrolyten und der Erfriertemperatur besteht. Hier könnte zunächst eine Schutzwirkung, die von Säuren oder Basen ausgeübt wird, vorliegen, in der Art, wie wir das in dem vom Erfrieren der Kolloide handelnden Teile dieser Arbeit auf Seite 140 u. 141 kennen gelernt haben. Irgend welche physiologische Beobachtungen nach dieser Richtung hin liegen zurzeit nicht vor. Ebenso aber könnte auch durch die beim Gefrieren eintretende Konzentrationssteigerung der Elektrolyte im Pflanzensafte ein dem Aussalzen der Eiweißkörper

[1] Grünalge. [2] Spaltpflanze. [3] Lebermoos. [4] Laubmoos. [5] Zygphyte. [6] Conifere.

analoger Vorgang eintreten. Etwas Ähnliches scheint nach Versuchen von Gorke tatsächlich der Fall zu sein, doch ist sein Versuchsmaterial leider nicht ausreichend (Voigtländer), um die Frage mit Sicherheit entscheiden zu können. Weitere Versuche in dieser Richtung wären sehr wünschenswert, da sie uns sehr wahrscheinlich den Schlüssel zum Verständnis des Mechanismus der verlaufenden, irreversiblen Vorgänge liefern werden, über den wir zur Zeit noch gar nichts wissen.

### b) Der Einfluß des Zustands des Protoplasmas auf den Todespunkt.

Ich werde in diesem Teile den Nachweis führen, daß der Todespunkt bei einer durch den Zustand des Plasmas bedingten scharf bestimmbaren Temperatur liegt. Das ist nun nicht etwa so zu verstehen, als ob verwandtschaftliche Beziehung zwischen den Pflanzen auch in einer gleichen Lage des Todespunktes ihren Ausdruck fände.

Daß nicht etwa Mitglieder derselben Spezies oder desselben Genus denselben Todespunkt haben, läßt sich leicht beweisen. Bakterien sind z. B. nach den Arbeiten von Pictet, Schumacher und Frisch im allgemeinen gegen niedrige Temperaturen so resistent, daß es mir fraglich ist, ob nicht wenigstens einige davon vollkommen reversibel sind, doch erliegt z. B. auch hier nach Pictet Micrococcus myteus und die vegetabilen Zellen des Bacillus Anthracis einer längeren Einwirkung von — 130°, gewisse Diatomeen ertragen nach Pictet Temperaturen von — 200°, während Ewart andere Arten schon durch — 8 bis 10° töten konnte.

Ja, selbst durch Züchtung kann man Varietäten herstellen, die sich in ihrer Erfrierbeständigkeit ganz verschieden verhalten. Äpfel erfrieren im allgemeinen sehr leicht, doch muß gerade die Apfelsorte, mit der Nägeli gearbeitet hat, recht kältewiderstandsfähig gewesen sein. So ist es auch z. B. dem systematischen Vorgehen der modernen deutschen Weizenzüchtung gelungen, den englischen Squarehead für unser Klima winterbeständig zu machen. Ebenso liegt der Erfrierpunkt der Kartoffelsorte Magnum bonum bei — 3,2°, der der Maltakartoffel bei — 2,5° (Apelt). Damit man durch Züchtung kältebeständige Varitäten herstellen kann, müssen natürlich sogar zwischen den einzelnen Individuen gewisse Unterschiede bestehen, die man dazu ausnützen kann. Zum Beispiel erfrieren nach einer Angabe von Regel die im Süden entstandenen Formen des Apfelbaums im Petersburger Klima samt der Wurzel, während die im Norden gebildeten Formen dort noch aushalten.

Auch die einzelnen Organe ein und derselben Pflanze sind natürlich ganz verschieden kältewiderstandsfähig. Vegetative Organe, die z. B. in

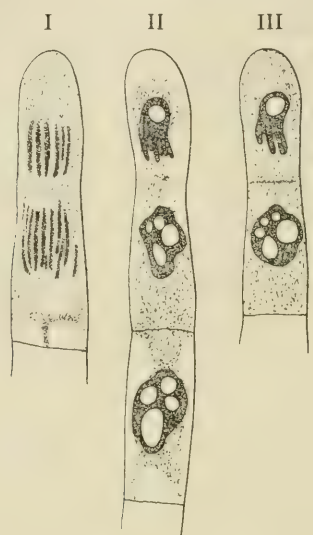
unserem Klima nur im Sommer bei der Pflanze vorhanden sind, brauchen naturgemäß keinen so hohen Grad von Kältewiderstandsfähigkeit. Ein Apfel oder eine Birne wird z. B. schon bei wenigen Grad unter Null erfrieren, während der Stamm noch eine Temperatur von über 20° unter Null unbeschädigt aushält.

Von einem mindestens ebenso großen Einflusse auf den Erfrierpunkt eines Gewebes wie das Milieu, in dem es sich befindet, wird aber auch die Funktion sein, die es im Organismus der Pflanze ausübt. Zunächst scheint es ja für die Pflanze ganz allein nur darauf anzukommen, ob eine hohe Kältebeständigkeit des betreffenden Organs für sie unbedingt erforderlich ist oder nicht. Man darf aber dabei nicht vergessen, daß die Kältebeständigkeit nur eine der vielen Eigenschaften des Protoplasmas ist, die durch eine Änderung seines Zustandes mit beeinflußt werden. Die Lage des Erfrierpunktes muß also auch durchaus von der Funktion der Zelle abhängen. Unter vollkommen gleichen äußeren Bedingungen lebende Zellen oder Organismen können also eine ganz verschiedene Kältebeständigkeit haben. Da durch eine solche Differenzierung die Eigenschaften das Plasmas nicht bloß in der einen, sondern in allen Richtungen verändert werden, so ist es sehr wohl denkbar, daß ein nach einer bestimmten Richtung hin differenziertes Plasma für die Lebensaufgaben einer bestimmten Zelle ganz im allgemeinen von Vorteil ist und die größere Kältebeständigkeit nebenher sozusagen — korrelativ — erreicht wird.

Zum Verständnis der am Todespunkt verlaufenden Vorgänge ist es nicht unwichtig, daß bei etwas höher entwickelten Pflanzen die Zellen mit verschiedener Funktion sich ganz verschieden widerstandsfähig zeigen. So erweisen sich nach Versuchen von Haberlandt die Chlorophyllkörner der verschiedenen Blattschichten und Zellgruppen als ungleich widerstandsfähig gegen den Einfluß der Kälte. Die Körner der Pallisadenschicht sind hinfälliger als die des Schwammgewebes. Diese aber werden in der Resistenz noch übertroffen von denen der Spaltöffnungszellen. Ebenso fand Molisch, daß bei Primula chinensis, Nicotiana Tabacum, Campanula pyramidalis, Hyacinthus orientalis etc. die Schließzellen in demselben Blatte viel widerstandsfähiger sind, als die sonstigen Epidermiszellen. Das Überleben dieser Zellen kann freilich das dem Tode verfallene Blatt nicht retten. Auch die zäheren Stellen fallen dann bald der Desorganisation aller Verhältnisse zum Opfer.

Einen besonders tiefen Blick in die Vorgänge am Todespunkte lassen uns Matruchot und Molliard in ihrer schönen Arbeit tun. Sie beobachteten u. a. auch die Wirkung der Kälte auf in der Kernteilung begriffene Zellen. Von den vielen interessanten Beobachtungen, die sie dabei gemacht haben, nämlich z. B., daß der eine der beiden

entstehenden Kerne etwas widerstandsfähiger zu sein scheint als der andere, will ich nur eine hier besprechen, die durch die Figur illustriert wird. Das in Fig. 17 dargestellte Stadium I der Kernteilung entspricht




Zellen erfrieren bei der Kernteilung. Nach Matruchot und Molliard.
Fig. 17.

etwa der Form, bei der der Kern sich schon in zwei deutliche Hälften gesondert hat (Diaster). Auf die beiden Tochterkerne, die sich gerade ausbilden, wirkt die Kälte recht verschieden (II). Während der proximale Kern sich zu einer kompakten runden Masse zusammenzieht, kann sich der distale nur sehr unvollständig abrunden. Nur seine entferntere Seite hat eine runde Form angenommen und umschließt ein großes, kugelförmiges Bläschen. Die andere Hälfte zeigt in ihrem Umrisse Zacken, in denen man leicht einige der Chromosomen erkennen kann, die sich nicht mit der großen Masse verschmolzen haben. Fig. II ist im Augenblick des Auftauens gezeichnet worden. Es muß hervorgehoben werden, daß man ebensowenig bei I, wo die Zellen noch leben, wie bei II, wo sie doch wohl tot sind, eine Andeutung von der Membran findet, die die beiden Zellen voneinander trennt. III zeigt, wie sich dasselbe Objekt 10 Minuten nach dem Auftauen verändert hat. Die beiden Tochterkerne haben ihre Form nicht sehr verändert. Dafür hat sich zwischen ihnen, dort wo das Cytoplasma früher vollkommen durchsichtig war, eine Anhäufung von groben Körnern gebildet, die eine Art Absperrungswand bilden. Sie befinden sich genau an der Stelle, wo sich bei dem normalen Verlauf der Kernteilung die Trennungswand zwischen den beiden Zellen aus-

bilden würde[1]). Es scheint also doch, als ob die Zelle einen gewissen Rest des Lebens bewahrt hätte und nicht als Ganzes durch die Kälte getötet worden wäre.

Wenn diese Deutung des Versuches richtig ist, so würde der Todespunkt nichts weiter sein, als wie der Punkt, bei dem das Plasma eines wichtigen Teiles der Zelle einen Irreversibilitätspunkt passiert, wobei seine Eigenschaften sich so stark ändern, daß es seine Funktion nicht mehr erfüllen kann. Das würde dann natürlich binnen kurzem die Desorganisation der ganzen Zelle zur Folge haben.

### c) Die Verkleinerung des Adsorptionsvermögens beim Erfrieren.

Wir stehen also jetzt vor der Aufgabe, das Auftreten dieses scharfen Todespunktes zu erklären. Nach den Auseinandersetzungen, die ich in dem von dem Gefrieren der Kolloide handelnden Teile gegeben habe, ist es ersichtlich, daß nur bei einer Art von Gelen ein so scharfer Irreversibilitätspunkt auftritt. Nämlich beim Wiederentwässern der Van Bemmelenschen Gele. Da ich nun dort auf S. 152 gezeigt habe, daß, trotzdem die chemische Natur der das Gel bildenden Substanz unverändert bleibt, doch die Irreversibilitätspunkte der Gele um 100 oder noch mehr Grad auseinanderliegen können, so verstehen wir jetzt leicht, wie es kommt, daß die Todespunkte von verschiedenen Lebewesen, deren Plasma ja wohl im ganzen und großen keine große chemische Verschiedenheit aufzuweisen haben wird, soweit auseinander liegen, oder auch bei der einzelnen Species so leicht den äußeren Bedingungen angepaßt werden können.

Wenn aber diese Erklärung richtig ist, so müssen sich auch noch mehrere andere Erscheinungen, die wir damals gefunden hatten, hier wiederholen. Zunächst haben wir gesehen, daß gleichzeitig mit dem Eintritt des Irreversibilitätspunktes sich das Adsorptionsvermögen verkleinert. Diesen Schluß sind wir leicht in der Lage auf seine Richtigkeit zu prüfen. Es ist nämlich von verschiedenen Autoren die Verdampfungsgeschwindigkeit des Wassers aus gefrorenen und ungefrorenen pflanzlichen Geweben bestimmt worden. Zunächst fand Göppert, daß das Wasser aus erfrorenen Blättern erheblich schneller verdampft, wie aus frischem. Dann zeigte Nägeli, daß aus einer ungeschälten gefrorenen Kartoffel das Wasser außerordentlich viel schneller verdunstet, ja zum Teil herausläuft, während aus geschälten oder ungeschälten gefrorenen, aber wie auch ihr sonstiges Verhalten zeigt,

---

[1]) Nach dem Eindruck, den man aus den Arbeiten von Molliard und Matruchot gewinnt, arbeiten diese mit großer Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit. So habe ich es für richtig gehalten, diese etwas auffallende Beobachtung, die ich natürlich nicht weiter auf ihre Richtigkeit kontrollieren kann, hier wiederzugeben.

nicht erfrorenen Äpfeln das Wasser genau so schnell verdunstet, wie aus ungefrorenen Exemplaren. Ja, diese Steigerung der Verdampfungsgeschwindigkeit wird mit Recht sogar als Kriterium des Todes betrachtet. Mez schreibt darüber: „Zweifel über stattgehabtes Erfrieren von zum Versuch benutzten Objekten können überhaupt niemals obwalten, wenn man die Konstatierung des Lebenszustandes aufschiebt und die Stücke 24 Stunden im Warmen aufbewahrt. Das Verfallen und die Verfärbung toter Objekte, welches nach dieser Zeit stets unverkennbar eingetreten ist, zeigten mit Sicherheit an, ob der Tod eingetreten ist oder nicht.“ Auch Matruchot und Molliard haben bei ihren Versuchen beobachtet, daß beim Erfrieren die Objekte optisch inhomogener werden, in einer Weise, die direkt an die Trübung am Umschlagspunkt von Van Bemmelen erinnert, während überlebende Objekte optisch homogen bleiben. Damit dürfte die theoretisch vorhergesagte Verminderung des Adsorptionsvermögens experimentell bewiesen sein.

### d) Der Todespunkt und die Gewöhnung.

Wir haben auch auf Seite 153 gesehen, daß durch längeres Aufbewahren in der Kälte das Adsorptionsvermögen des Kolloids gesteigert und sein Irreversibilitätspunkt nach unten verrückt werden muß. Danach müßten also Pflanzen, die sich längere Zeit in der Wärme aufgehalten haben, leichter durch Erfrieren getötet werden, als Pflanzen, die durch einen längeren Aufenthalt in kalter Luft sich schon an die niedrige Temperatur gewöhnt haben. Der erste, der systematische Versuche in dieser Richtung angestellt hat, war Göppert. Er konnte an sehr zahlreichen Versuchsobjekten feststellen, daß eine Gewöhnung in dem angegebenen Sinne tatsächlich eintritt. Doch wurde erst von Apelt die Erniedrigung des Todespunktes durch Gewöhnung quantitativ bestimmt. Er fand, daß Kartoffeln von der Sorte Magnum bonum, welche 4 bis 7 Wochen bei 22,5° im Warmhause gelegen hatten, gleichmäßig bei — 2,14° erfroren, während der Erfrierpunkt für Kartoffeln, die 4 resp. 7 Wochen in einem trockenen, warmen Zimmer bei einer Temperatur von ungefähr 18° aufgehoben worden waren, bei — 2,36° lag. Wurden aber die Kartoffeln dieselbe Zeit im Eisschrank bei 0 bis + 1° aufgehoben, so lag der Erfrierpunkt bei — 3,08°.

„Bei Kaltlagerung von Maltakartoffeln, die vorher bei Zimmertemperatur (+ 10 bis 12°) gelegen hatten, war nach 4 Tagen ein Herabsinken des Erfrierpunktes um einen Skalenteil = 0,068° zu beobachten. Nach 15 Tagen betrug der Unterschied drei Skalenteile oder 0,34° und nach 4 Wochen 10 Skalenteile = 0,68° gegen den ursprünglichen Erfrierpunkt. Faßt man die Gesamtdauer des längsten

Versuches (4 Wochen) ins Auge, so fällt der Erfrierpunkt durchschnittlich in 3 Tagen um einen Skalenteil = 0,068°".

„Ein ganz gleiches Verhalten zeigen die Kartoffeln, die aus einer Temperatur von 10—12° in eine solche von 22,5° gebracht wurden. Auch hier betrug nach 4 Tagen die Erfrierpunktserhöhung einen Skalenteil oder 0,068°. Es kommt also auch hier auf einen Tag ungefähr ¼ Skalenteil Erfrierpunktsverschiebung. Die Kartoffeln, welche auf Eis gelegen haben, erhöhen ihren Erfrierpunkt wieder, sobald sie in eine wärmere Temperatur gebracht werden. So stieg der Erfrierpunkt von Maltakartoffeln, die auf Eis gelegen hatten, und deren Erfrierpunkt bei 44,5—45,1 Skalenteil = — 3,05—3,09° festgestellt worden war, in 3 Wochen wieder auf 38,8 Skalenteile = — 2,66°.

Eine ähnliche Anpassung zeigen auch Kartoffeltriebe, denn ihr Todespunkt wird durch Lagern auf Eis um einige Zehntelgrade herabgesetzt. In Übereinstimmung damit fand Haberlandt, daß Keimpflanzen, die bei 18—20° C aufgewachsen waren, schneller erfroren, als die bei + 8° gezogenen Keimlinge.

Besonders sorgfältige Versuche über die Abhängigkeit des Todespunktes von der Gewöhnung verdanken wir wieder Rein, dessen Arbeit die im folgenden wiedergegebenen Tabellen entnommen sind.

| Objekt | | Erfrierpunkt bei 20° | Erfrierpunkt am 10. Tag bei + 6° bis 8° | Gefrierpunkt | Differenz zwischen Ge- u. Erfrierpunkt |
|---|---|---|---|---|---|
| Nepenthes Curtisii, | Blatt | — 2,00 | — 2,00 | ? | |
| Amomum Cardamomum, | Blattstiel | — 2,00 | — 2,00 | — 1,6 | 0,4 |
| Musa Ensete, | Blattstiel | — 2,10 | — 2,10 | — 1,7 | 0,4 |
| Vanilla aromatica, | Stengel | — 2,10 | — 2,10 | — 1,9 | 0,2 |
| Solandra grandiflora, | Blattstiel | — 2,12 | — 2,12 | — 1,6 | 0,5 |
| Anthurium Scherzerianum, | Blattstiel | — 2,14 | — 2,14 | — 1,8 | 0,8 |
| Peristrophe speciosa, | Stengel | — 2,19 | — 2,19 | — 1,7 | 0,5 |
| Polypodium ireoides, | Blatt | — 2,20 | — 2,20 | — 1,6 | 0,6 |
| Ruellia mucronata, | Blattstiel | — 2,22 | — 2,22 | — 1,6 | 0,6 |
| Pothos aureus, | Stengel | — 2,24 | — 2,24 | — 1,6 | 0,6 |
| Anthurium Grusonii, | Blattstiel | — 2,26 | — 2,36 | — 1,8 | 0,5 |
| Bryophyllum calycinum, | Blattstiel | — 2,26 | — 2,26 | — 1,8 | 0,5 |
| Begonia scandens, | Stengel | — 2,26 | — 2,26 | — 1,8 | 0,5 |
| Spironema fragrans, | Blatt | — 2,26 | — 2,26 | — 1,7 | 0,6 |
| Chamaedorea Lindeniana, | Blatt | — 2,29 | — 2,29 | — 1,7 | 0,6 |
| Rhaphis flabelliformis | Blattstiel | — 2,30 | — 2,30 | — 1,7 | 0,6 |
| Spathiphyllum cannaefolium | | — 2,33 | — 2,33 | — 1,7 | 0,6 |
| Vanda suavis, | Blatt | — 2,33 | — 2,38 | — 1,6 | 0,7 |
| Bertolonia marmorata, | Blattstiel | — 2,33 | — 2,33 | — 1,7 | 0,6 |
| Aregelia spectabilis, | Blatt | — 2,33 | — 2,33 | — 1,7 | 0,6 |
| Tradescantia discolor, | Blatt | — 2,34 | — 2,34 | — 1,6 | 0,7 |

Als das Hauptergebnis der Versuche darf angesprochen werden, daß nur solche Pflanzen Gewöhnungserscheinungen in erheblichem Betrage zeigen, die überhaupt schon ziemlich schwer erfrieren. Zum Beispiel zeigen die tropischen Pflanzen der ersten Tabelle, deren Erfrierpunkt höchstens um ½ Grad von ihrem Gefrierpunkt verschieden ist, keine beobachtbare Erfrierpunktsveränderung.

Gleichfalls zeigen keine Erfrierpunktsverschiebung folgende Pflanzen nicht tropischer Klimate, von denen Rein aber hervorhebt, daß sie zwar in subtropischen Klimaten leben, aber in ihrer überwiegenden Zahl echt tropischen Familien angehören. Auch diese zeigen nur geringe Differenzen zwischen Erfrierpunkt und Gefrierpunkt, die 1° meistens nicht erheblich übersteigen.

| Objekt | Erfrierpunkte bei Außentemperatur | | Gefrierpunkt | Differenz zwischen Er- und Gefrierpunkt |
|---|---|---|---|---|
| | + 1° | + 20° | | |
| Ocotea canariensis | — 3,00 | — 3,00 | — 1,7° | 1,3 |
| Gunnera chilensis | — 2,30 | — 2,30 | — 1,6° | 0,7 |
| Ceratonia Siliqua | — 2,35 | — 2,35 | — 1,8° | 0,5 |
| Escallonia mucronata | — 3,10 | — 3,10 | — 1,6° | 1,5 |
| Melianthus major | — 2,90 | — 2,90 | — 1,8° | 1,1 |

Deutliche Erfrierpunktserniedrigung aber zeigen schon die Pflanzen der Tabelle III, bei denen die Differenz zwischen Er- und Gefrier-

| Objekt | Gefrierpunkt | Erfrierpunkt bei Außentemperaturen | | Erfrierpunktsänderung pro° Außentemperaturänderung | $E_0 - G$ |
|---|---|---|---|---|---|
| | | + 1° | + 22° | | |
| a) | | | | | |
| Phillyrea latifolia | — 1,7 | — 3,40 | — 3,10 | 0,009 | 1,7 |
| Laurus nobilis | — 1,8 | — 3,57 | — 3,30 | 0,010 | 1,8 |
| Viburnum Tinus | — 1,7 | — 4,10 | — 3,80 | 0,010 | 2,4 |
| Olea europaea | — 1,7 | — 4,15 | — 4,00 | 0,010 | 2,5 |
| Nerium Oleander | — 1,8 | — 5,12 | — 4,80 | 0,012 | 3,3 |
| Ruscus aculeatus | — 1,7 | — 4,25 | — 4,00 | 0,015 | 2,6 |
| b) | | | | | |
| Aucuba japonica | — 1,7 | — 4,10 | — 3,80 | 0,010 | 2,4 |
| Evonymus japonica | — 1,8 | — 4,10 | — 3,80 | 0,010 | 2,3 |
| c) | | | | | |
| Drimys Winteri | — 1,6 | — 4,15 | — 4,00 | 0,009 | 2,6 |
| Durvillea dependens | — 1,8 | — 4,36 | — 4,22 | 0,010 | 2,6 |
| d) | | | | | |
| Eucalyptus Globulus | — 1,7 | ? | — 3,30 | 0,009 | ca. 2 |
| Veronica spectabilis | — 1,7 | — 4,90 | — 4,60 | 0,010 | 3,2 |

punkt in der Regel schon 2° zu übersteigen pflegt. Rein bemerkt zu der Tabelle, „daß die unter a) zusammengestellten Versuchsobjekte den mediterranen Regionen angehören; die unter b) genannten sind Angehörige des japanischen Übergangsgebietes; unter c) sind die beiden untersuchten Spezies aus dem chilenischen Gebiet zusammengestellt; unter d) endlich sind zwei Arten aufgeführt, welche der australisch-neuseeländischen Flora angehören.“

Die letzte Tabelle umfaßt schließlich einige in unserem Klima lebende Pflanzen:

| Objekt | Erfrierpunkt I | Außentemperatur I | Erfrierpunkt II | Außentemperatur II | Erfrierpunktsänderung pro° Außentemperaturänderung |
|---|---|---|---|---|---|
| **Ia. In Luft überwinternde Pflanzen.** | | | | | |
| Ceratodon purpureus | —17,10 | ±0 | —15,60 | +20 | 0,075 |
| Sphagnum acutifolium | —16,20 | +20 | —16,90 | +8 | 0,060 |
| Fegatella conica | —14,50 | +11 | —13,98 | +20 | 0,055 |
| Rhododendron ponticum | —23,00 | —14 | —21,00 | +20 | 0,060 |
| Hedera Helix | —23,30 | —6 | —22,00 | +20 | 0,050 |
| Helleborus niger | —15,80 | —1 | —14,50 | +20 | 0,062 |
| Saxifraga tenella | —14,25 | ±0 | —12,80 | +20 | 0,070 |
| Sempervivum Mettenianum | —13,60 | —2 | —12,30 | +20 | 0,060 |
| Taxus baccata | —24,95 | ±0 | —23,53 | +20 | 0,070 |
| Ilex Aquifolium | —24,05 | —6 | —22,60 | +20 | 0,054 |
| **Ib. Unterirdisch überwinternde Organe.** | | | | | |
| Allium Cepa | —6,92 | +5 | —5,39 | +20 | 0,100 |
| Daucus Carota | —5,70 | +8 | —4,50 | +20 | 0,100 |
| **II. Keimpflanzen einjähriger Gewächse.** | | | | | |
| Cucurbita Pepo | —2,26 | +20 | —2,40 | +6 | 0,010 |
| Phaseolus vulgaris | —2,30 | +20 | —2,50 | +6 | 0,013 |
| **III. Submerse Pflanzen.** | | | | | |
| Hydrilla verticillata | —5,00 | +15 | —5,07 | +3 | 0,006 |
| Elodea canadensis | —4,60 | +15 | —4,83 | +3 | 0,015 |
| Cladophora spec. | —20,60 | +15 | —20,78 | +3 | 0,013 |
| Lemna trisulca | —7,10 | +6 | —7,16 | +3 | 0,015 |

Wohl mit das interessanteste Ergebnis der Versuche Reins ist es, daß alle tropischen Pflanzen so leicht erfrieren. Von Reins Standpunkt aus gesehen erscheint das selbstverständlich, denn tropische Pflanzen brauchen ja nicht gegen das Erfrieren geschützt zu sein. Nun wurde aber im vorigen Abschnitte gezeigt, daß die Lage des Erfrierpunktes vom Zustande des Protoplasmas, von seiner Funktion abhängt; man sollte also erwarten, daß auch bei den tropischen

Pflanzen, die den verschiedensten Klassen angehören, Funktionsdifferenzen des Protoplasmas vorkommen, die sich in großen Erfrierpunktsdifferenzen äußern. Dabei ist auch noch zu bedenken, daß viele tropischen Pflanzen zwar nicht von dem Erfriertode bedroht werden, wohl aber von einer andern Art des Austrocknungstodes — von dem Verdorren. Nun ist ja an anderer Stelle schon darauf hingewiesen worden, daß eine Pflanze sich viel leichter durch äußere Schutzmittel gegen das Verdorren wie gegen das Erfrieren schützen läßt. Immerhin aber wundert man sich doch, warum die Pflanzen dieser Gefahr nicht durch einen geeigneten Zustand ihres Protoplasmas entgegenarbeiten. Man muß also wohl annehmen, daß ein Zustand des Protoplasmas, in dem es leicht erfriert, ganz im allgemeinen für seine Funktion vorteilhaft ist. Nun entspricht, wie ich auf Seite 152 gezeigt habe, einer hohen Lage des Erfrierpunkts — kolloidchemisch gesprochen — ein hohes „Alter“ des Kolloids. Alte Kolloide sind aber, wie jedem Kolloidchemiker bekannt, außer durch ein geringes Adsorptionsvermögen, auch noch dadurch ausgezeichnet, daß sie ihre Eigenschaften nur noch wenig bei einer Veränderung der äußeren Umstände, in denen sie sich befinden, modifizieren. Hier ist also vielleicht die Ursache dafür zu suchen, daß für die Pflanze ein ziemlich alter Zustand der Plasmakolloide vorzuziehen ist, denn eine durch zufällige äußere Umstände hervorgerufene Zustandsänderung des Protoplasmas, wie sie bei einem jungen Kolloide leicht eintreten kann, bedingt natürlich eine Störung der regelmäßigen Funktion.

Mit dieser relativen Beständigkeit alter Kolloide hängt es auch zweifellos zusammen, daß Pflanzen, die einen niedrigen Erfrierpunkt haben, ihn durch Gewöhnung nur noch wenig ändern. Ein gewisser qualitativer Zusammenhang zwischen der Tiefe des Erfrierpunktes und dem Betrage der Gewöhnung zeigt sich ja in den Tabellen deutlich. Strenge quantitative Beziehungen aber lassen sich nicht verfolgen. Die Komplikation ist hier eben schon zu groß, als daß sie sich mit den zurzeit vorliegenden Erfahrungen logisch bewältigen ließ.

Hier mögen noch einige Bemerkungen Platz finden über die Geschwindigkeit, mit der ein Pflanzenteil seinen Erfrierpunkt ändert. Die erste solche Kurve ist von Apelt bei der Kartoffel aufgenommen worden, ein größeres Material darüber findet sich besonders noch bei Rein. Eine Dahlienknolle ändert ihren Erfrierpunkt bei einer Veränderung der Außenentemperatur von 15° um 0,4°, eine Zwiebel von Allium Cepa um 1,5°, Daucus Carota um 1,2° und Rhododendron ponticum um 0,9°. Alle diese Kurven zeigen nun fast völlig das gleiche Aussehen. In den ersten zwei Tagen, nach dem das Objekt der höheren resp. niedrigeren Temperatur ausgesetzt ist, ändert sich sein Erfrierpunkt nur wenig. Dann aber steigt etwa 10 Tage lang

der Erfrierpunkt direkt proportional der Zeit, um sich dann die letzten zwei Tage wieder wenig zu ändern. Eine solche Kurve sieht also etwa wie ein schräg liegendes Integralzeichen mit verhältnismäßig langem und geraden Mittelteil aus. Bringt man das Objekt nun wieder auf niedere Temperatur, so wird mit großer Annäherung das Spiegelbild der Kurve durchlaufen. Das langsame Ansteigen zu Anfang erklärt Rein damit, daß die Objekte eine erhebliche Zeit brauchen, bis sie die Temperatur ihrer Umgebung annehmen, und tatsächlich scheint es auch bei voluminösen Objekten länger zu dauern, bis sie in den linear ansteigenden Teil der Kurve hineingelangen. Mir scheint diese Erklärung nicht sehr wahrscheinlich. Selbst Töpfe mit vielen Litern kochenden Wassers erreichen nach wenigen Stunden die Zimmertemperatur, wenn man die Flamme entfernt, und ein Eisstückchen von der Größe einer Kartoffel dürfte, selbst wenn man es durch Umwickeln mit einem Stück Tuch gegen Wärme etwas isoliert, nicht zwei Tage zum Schmelzen brauchen.

Ich selber versuche gar keine Erklärung. Besonders ist es mir ganz unverständlich, warum die Geschwindigkeit, mit der sich der Erfrierpunkt ändert, im größten Teile des Intervalls konstant ist, um dann ziemlich sprunghaft auf Null zu sinken. Im allgemeinen ist doch die Geschwindigkeit, mit der ein Vorgang verläuft, abhängig von der Entferuung vom Endzustande!

### e) Vom Einfluß des Alters auf den Todespunkt.

Im vorigen Teile ist es mir, wie ich hoffe, darzulegen gelungen, daß man bei pflanzlichen Kolloiden, die noch einigermaßen die Fähigkeit besitzen, reversible Zustandsänderungen durchzumachen, tatsächlich eine Gewöhnung an niedere Temperaturen konstatieren kann. Sie äußert sich darin, daß durch längeres Einwirken niederer Temperaturen der Erfrierpunkt herabgesetzt wird. Nun hatte ich auf Seite 152 gezeigt, daß die Lage des Irreversibilitätspunktes bei einem Kolloide nicht bloß von der Temperatur abhängt, bei der es sich befindet, sondern daß sie im höchsten Grade von seinem Alter abhängt. Das Adsorptionsvermögen eines Kolloides ist um so größer, je jünger es ist. Mit steigendem Alter wandert der Irreversibilitätspunkt nach oben. Danach müßte also eine Zelle in dem embryonalen Stadium schwerer erfrieren, als später, wenn sie ausgewachsen ist.

Abermals entsprechen die Tatsachen der theoretischen Vorhersage. Wieder war es zuerst Göppert, der fand, daß junge Blätter derselben Pflanze schwerer erfrieren, als ältere. Denn er konnte an einer sehr großen Anzahl verschiedener Pflanzen zeigen, daß nach einer kalten Nacht alle alten Blätter erfroren waren, während die jüngeren nicht merklich gelitten hatten. Ebenso wurden nach

Schumacher zwar die älteren Hefezellen durch Abkühlung unter — 100° getötet, nicht aber die jüngeren. Auch sind die in den Knospen enthaltenen Blätter viel widerstandsfähiger gegen Kälte als später, wenn sie ausgewachsen sind (Noll). Über sehr interessante Versuche von Dehne berichtet Apelt: „Für derartige Versuche ist Enteromorpha intestinalis ein vortreffliches Objekt, weil bei der Einschichtigkeit des aufgeschlitzten Thallus die Zellen in ein sehr regelmäßiges Netz geordnet sind und daher alle völlig gleichmäßig übersehen und beurteilt werden können. Der Eintritt des Todes kann sowohl durch eine geringe Verfärbung der Zellen wie insbesondere durch die sofortige Desorganisation des Protoplasmas (körniger Zerfall desselben) aufs leichteste beobachtet werden. Auch ermöglicht sich hier die plasmolytische Reaktion auf Leben oder Tod mit besonderer Sicherheit. Ferner hat Enteromorpha intestinalis die für die Untersuchung günstige Eigenschaft, daß bei ihr frisch gebildete Zellwände durch geringere Dicke der trennenden Membran mit Leichtigkeit als jugendlich erkannt werden können, auch wenn die neu gebildeten Zellen bereits zur gleichen Größe wie die umliegenden herangewachsen sind."

„Dehne hat beobachtet, daß diese jugendlichen Zellen einen wesentlich tieferen Erfrierpunkt aufweisen, als die umgebenden älteren."

Die besten quantitativen Versuche liefert wieder Apelt. Er fand den Todespunkt des unteren Teils eines Kartoffeltriebs bis zur Höhe von etwa 12 ccm bei 32 Skalenteilen gleich — 2,2°, des mittleren Teils eines Kartoffeltriebs von 12—24 ccm Höhe, 38 Skalenteile, entsprechend — 2,6° und den des obersten Teils bei ca. 47 Skalenteilen entsprechend — 3,2 Grad[1]).

Aus diesen Versuchen folgt, daß die jüngeren Zellen ein stärkeres Adsorptionsvermögen haben. Auch den Nährstoffen gegenüber zeigen sie dieses größere Adsorptionsvermögen, denn sie reißen diese gierig an sich aus dem umgebenden Gewebe, „gleich wie Parasiten". So hat auch E. Pringsheim beobachtet, daß, wenn man Pflanzen dem Vertrocknen aussetzt, zunächst die ältesten Blätter zu vertrocknen anfangen, während die jüngeren Blätter ihnen das Wasser entziehen und sich zunächst wenigstens noch frisch halten. Hier dürfte auch die biochemische Erklärung für den von Apelt gemutmaßten Zusammenhang zwischen der Ernährung und der Lage des Todespunktes zu suchen sein[2]).

---

[1]) Es ist sehr bezeichnend, daß Apelt, der durch seine Versuche die physikalische Theorie des Erfrierens vollkommen zu widerlegen glaubte, das beste Material zu ihrer Bestätigung geliefert hat.

[2]) Die Annahme, die niedrigere Lage des Todespunktes bei jungen Zellen hinge mit größerer Wasserarmut oder höherer Konzentration an gelösten Stoffen zusammen, widerlegt Apelt selbst in überzeugender Weise.

Die Versuche von Apelt über das Erfrieren von Kartoffeltrieben wurden von Rein mit älteren und jüngeren Zwiebelblättern nachgeprüft. Er schreibt darüber folgendes: „Eine große Küchenzwiebel wurde in drei gleiche Teile zerlegt, zugleich wurde der Zwiebelboden entfernt, und auf diese Weise die Kommunikation zwischen den Zwiebelschuppen unterbrochen. Dadurch wurde der jüngeren embryonalen Partie die Möglichkeit genommen, sich auf Kosten der älteren mit Nahrung zu versehen und die bei Beginn des Versuches bestehenden relativen Nahrungsverhältnisse der jungen und der älteren Teile während der ganzen Dauer des Versuches (10 Tage) fixiert.“

| Erfrierpunkt | bei + 12°, | bei + 20° Außentemperatur |
|---|---|---|
| des älteren Blattes | — 6,22° | — 5,47° |
| des jüngeren Blattes | — 6,36° | — 5,61° |

Rein schließt aus diesen Versuchen mit Recht, daß nur die Eigenschaften des Protoplasten selbst für das verschiedene Verhalten der älteren und jüngeren Zwiebelblätter maßgebend sein können.

Als Ergebnis dieses vom Todespunkt handelnden Teiles möchte ich hinstellen, daß sich die Begriffe, die van Bemmelen beim Studium der Austrocknungserscheinung von Kolloiden entwickelt hat, als ausreichend zum Beschreiben des Gefriervorganges physiologischer Objekte erwiesen haben.

## 4. Die kalorischen Methoden.

### A. Messung mit dem Kalorimeter.

Wir haben im vorigen Teile gesehen, daß sich die Analogie zwischen dem Austrocknen von schon einmal entwässerten van Bemmelenschen Gelen und dem Erfrieren von Pflanzenplasma sehr weit verfolgen läßt. In diesem Teile werden wir die Annahme, daß es sich im Grunde um wesensgleiche Vorgänge handelt, mit Hilfe der kalorischen Methoden einer neuen Prüfung unterziehen.

1. Da ein Gel einen Teil seines Wassers hartnäckig festhält, so muß ein erfrierendes Pflanzenplasma eine andere Verteilung der Schmelzwärme über das Temperaturintervall des Gefrierens zeigen, als etwa eine Lösung gleicher Konzentration.

2. Da ich auf Seite 148 den Nachweis geführt habe, daß die Austrocknungskurve von der Quellungskurve um den Betrag einer Energiefläche verschieden ist, so muß auch die Wärmemenge, die ich einem Kolloide entziehen muß, um es z. B. von + 15° mit Gefrieren auf — 15° abzukühlen, von der verschieden sein, die ich ihm zum abermaligen Erwärmen auf + 15° zuführen muß.

3. Müßte bei einem Objekte, das bei einer ersten Erfrierkurve erfroren ist, eine nach dem Auftauen aufgenommene zweite Gefrierprobe einen von dem der ersten verschiedenen Verlauf zeigen.

Auf die Frage, ob man gerade scharf am Erfrierpunkte das Auftreten einer Wärmetönung zu erwarten hat, kann ich aber, weil ich zunächst die die Versuche störenden Einflüsse klarstellen muß, erst später eingehen.

Um die Frage zu untersuchen, welche Wassermengen bei einer bestimmten Temperatur ausgefroren sind, brachte Müller-Thurgau einen Apfel in ein Kältebad, bis er die in der Tabelle angemerkte Temperatur angenommen hatte. Dann ließ er ihn in einem Wasserkalorimeter auftauen und berechnete die Menge des aufgetauten Wassers.

Der Apfel enthält 83,4% Wasser.

| Anfangstemperatur des Apfels | Menge des Eises in Prozenten des vorhandenen Wassers |
|---|---|
| — 4,5° | 63,8% |
| — 7,3° | 68,2% |
| — 8,0° | 72,4% |
| — 13,0° | 74,4% |
| — 14,8° | 77,4% |
| — 15,2° | 79,3% |

Ebenso waren bei einer Kartoffel, deren Wassergehalt 72,5% betrug, bei — 5° 77,2% des vorhandenen Wassers zu Eis erstarrt.

Diese von Müller angegebenen Zahlen sind nicht ganz richtig. Nämlich, Müller muß, um die Schmelzwärme zu finden, von der insgesamt verbrauchten Wärme die zur Erwärmung des Apfels nötige Wärmemenge abziehen. Da die spezifische Wärme eines Apfels 0,944 beträgt, so berechnet Müller dieses Wärmequantum durch einfache Multiplikation der Temperaturdifferenz mit 0,944. Nun ist aber der Apfel zum großen Teile gefroren und die spezifische Wärme des Eises nur 0,5. So findet Müller natürlich die zur Erwärmung gebrauchte Wärme zu groß, und also dann, wenn die Abkühlung unter Null erheblich und die Menge des gebildeten Eises groß ist, die Menge des noch nicht gefrorenen Wassers gleichfalls erheblich, d. h. um ca. 10% zu groß. Um also aus kalorimetrischen Bestimmungen die Menge des gebildeten Eises wirklich genau berechnen zu können, müßte man gerade die Größe, die man durch den Versuch bestimmen will, nämlich die Menge des noch ungefrorenen Wassers kennen. Immerhin aber sind die Müllerschen Bestimmungen ausreichend genau, um zu zeigen, daß selbst bei ziemlich niedrigen Temperaturen noch lange nicht alles Wasser aus den pflanzlichen Geweben ausgefroren ist.

Damit ist aber noch nicht bewiesen, daß dieses Wasser auch wirklich adsorbiert ist. Alle tierischen und pflanzlichen Säfte enthalten ja bekanntlich erhebliche Mengen gelöster Stoffe, z. B. gerade

ein Apfel Zucker. Beim Gefrieren wird sich also eine Art Syrup[1]) bilden, der noch erhebliche Mengen Wasser gelöst enthalten kann. Nun läßt sich aber leicht in erster Annäherung berechnen, wie sich die Schmelzwärme beim Gefrieren einer Lösung verteilen muß.

Eine ideale wässerige Lösung ist bekanntlich dadurch charakterisiert, daß ihre Gefriertemperatur $\vartheta$ ihrer Konzentration c direkt proportional ist.

$$\vartheta = K \cdot c$$

Nun ist $c = \frac{m}{w}$, wo m die Menge der gelösten Substanz und w die Menge des Wassers ist. Es wird also

$$\frac{w}{m} = \frac{1}{K \cdot \vartheta}$$

Kühle ich nun die Lösung von $\vartheta_1$ auf $\vartheta_2$ ab, so wird so viel Wasser ausfrieren, bis die Menge des Wassers nur noch den zu $\vartheta_2$ gehörigen Betrag hat. Die ausgefrorene Wassermenge

$$w_1 - w_2 = \frac{m}{K} \cdot \left(\frac{1}{\vartheta_1} - \frac{1}{\vartheta_2}\right)$$

Nun ist die Wärmemenge q proportional $(w_1 - w_2)$.

### B. Kritische Bemerkungen über die Abkühlungskurven.

Enthält nun die Substanz viel Wasser adsorbiert, so muß man jedenfalls eine andere Verteilung der Schmelzwärme finden, wie bei einer Lösung. Man müßte also folgendermaßen vorgehen: Man nimmt die Gefrierkurve auf und zeichnet sie auf Koordinatenpapier ab. Da man nun in dem oberhalb Null gelegenen Teil dieser Kurve die spezifische Wärme der Substanz kennt, oder doch leicht bestimmen kann, so berechnet man nach der auf Seite 157 beschriebenen Methode, wieviel $cm^2$ des Koordinatenpapiers einer Kalorie entsprechen (den „Kaloriewert"), und wertet dann etwa die von Grad zu Grad während des Gefrierens abgegebenen Wärmemengen aus.

---

[1]) Von eutektischen Punkten bei gefrierenden Pflanzengeweben zu sprechen, wie das Voigtländer tut, halte ich für recht gewagt. Ein Pflanzensaft enthält doch außer einer ganzen Anzahl verschiedener Salze eine erhebliche Menge schwer oder auch gar nicht kristallisierbarer Stoffe (Zucker, gelöste Eiweißstoffe). Wenn es nun schon große Schwierigkeiten bietet, die Verhältnisse beim Gefrieren eines so verwickelten Gemisches von Salzen zu übersehen, so macht die Anwesenheit der schwer kristallisierbaren Stoffe die Frage völlig unbeantwortbar. Sollte es nun trotzdem in einer Zelle zum Auskristallisieren von irgend einem, z. B. Doppelsalz, kommen, so kann natürlich die benachbarte Zelle zunächst ruhig in der Übersättigung beharren. Was beim Gefrieren also wahrscheinlich entstehen wird, ist eine Art Syrup, der auch noch den größten Teil der Salze gelöst enthält.

Leider aber ist dieser Weg nicht gangbar.

Geht man nämlich z. B. bei der von Müller-Thurgau bei Phajus grandifolius aufgenommenen Kurve in dieser Weise vor, so entsprechen bei dem Maßstabe, in dem ich die Kurve gezeichnet habe, etwa 2,75 cm² einer Kalorie. Da nun die Schmelzwärme des Wassers ca. 80 Kalorien beträgt, so würde, wenn das Objekt aus reinem Wasser bestände, beim Gefrieren 2,75 · 80, also 220 cm² erhalten werden. Zählt man aber die wirklich erhaltene Kurve aus, so erhält man vom Gefrierpunkte, der bei — 0,5° liegt, bis zu einer Abkühlung auf — 6° alles in allem nur 116 qcm. Danach wäre also höchstens die Hälfte des Wassers gefroren. Das ist nun einerseits auffallend wenig, andererseits läßt sich aus der Kurve selbst — wie, werden wir später sehen — ablesen, daß bei — 6° unmöglich mehr sehr viel flüssiges Wasser vorhanden sein kann. Dasselbe auffallende Zahlenverhältnis zeigen in geringerem oder gar noch stärkerem Grade alle Kurven von Müller-Thurgau. Ich rechnete daraufhin alles mir zur Verfügung stehende Material in derselben Weise um, und fand bei meinen eigenen Kurven, die übrigens stets nur als Differenzmessungen durchgeführt wurden, ein noch weit auffallenderes Zahlenverhältnis. Nun kann ich aber bei meinen Kurven auf einem anderen Wege die Menge des ausgefrorenen Wassers annähernd bestimmen, und danach ist schon bei etwa — 2° beinahe alles Wasser gefroren. Auch in destilliertem Wasser müßte nach einer von mir aufgenommenen Kurve etwa die Hälfte des Wassers adsorbiert sein.

Da also die Gefrierwärme des Wassers nicht zu klein sein kann, so muß folglich der für eine Kalorie ermittelte Wert falsch sein. Die Wärmekapazität des Wassers scheint größer zu sein, als sie in Wirklichkeit ist. Das führt uns auch sofort auf die Erklärung: Nämlich man darf nicht vergessen, daß außer dem untersuchten Gegenstand sich noch eine ganze Menge anderer Körper abkühlen: bei Müller-Thurgau das Thermometer, die Watteumwicklung usw., bei mir vor allen Dingen die große Glasmasse des Wärmewiderstandes. Da nun die untersuchten Objekte nun meistens recht kleine Massen haben, so macht sich die in den übrigen Gegenständen enthaltene Wärme bemerkbar und täuscht große Wärmekapazität vor. Hält aber das gefrierende Objekt seine Temperatur konstant, so wird in sehr kurzer Zeit sich auch in jedem Punkte, z. B. des Wärmewiderstandes, eine gewisse konstante Temperatur einstellen, sich also die Wärmekapazität des Wärmewiderstandes erst wieder beim Abkühlen geltend machen. So erklärt es sich vielleicht auch, daß die Temperatur des Objektes nach einer erheblichen Unterkühlung nur langsam die eigentliche Gefriertemperatur erreicht: Der Wärmewiderstand muß

erst wieder erwärmt werden. Auch daß der Fehler nach meinen Umrechnungen um so größer zu sein scheint, je geringer die Masse des Objektes ist, spricht für diese Erklärung.

Deswegen habe ich im folgenden nur Versuche verwandt, bei denen dasselbe Objekt in derselben Watteumhüllung gefriert, auftaut und vielleicht noch ein zweites Mal gefriert und die verschiedenen Kurven durch Umrechnung vergleichbar gemacht. Die von Mez und Apelt aufgenommenen Kurven lassen sich aus diesem Grunde nicht verwerten. Zum Beispiel zeigen die von Apelt aufgenommenen Kurven — es handelt sich um drei Erfrierkurven vorbehandelter Kartoffeln[1]) — in dem oberhalb Null gelegenen Teil schon eine derartige Verschiedenheit der Abkühlungsgeschwindigkeit, daß an eine Vergleichung der Kurven gar nicht zu denken ist.

Ebenso habe ich leider das große von Voigtländer aufgenommene Kurvenmaterial für meine Zwecke nicht verwenden können. Nun liegt dem Schreiber dieses die Absicht der polemisierenden Kritik fern; gerade aber der unermüdliche Fleiß und die überall deutlich sichtbare experimentelle Begabung, mit der Voigtländer sein großes Zahlenmaterial zusammengetragen hat, veranlassen mich, hier einige Ausstellungen zu machen, die vielleicht zur Verbesserung der Methodik solcher Versuche beitragen werden.

Voigtländer stellt sich die Aufgabe, zu entscheiden, ob scharf bei der dem Erfrierpunkt entsprechenden Temperatur eine Wärmetönung auftritt, und das Ergebnis seiner Versuche ist nach seiner Ansicht ein negatives. Nun ist es ein großes Verdienst von Voigtländer, daß er an anderer Stelle seiner Arbeit über jeden Zweifel hinaus sicherstellt, daß tatsächlich bei Abkühlung der gefrierenden Objekte auf eine ganz bestimmte Temperatur der Tod eintritt. Da das ein in der Objektwelt geschehender — ein physikalischer Vorgang ist, dem irgend eine Veränderung des Versuchsobjektes entsprechen muß, so muß dem mit Notwendigkeit irgend eine Wärmetönung entsprechen. Über deren Betrag und Vorzeichen läßt sich aber zunächst gar nichts angeben.

Muß nun diese Wärmemenge irgendwie einen erheblichen Betrag haben? Das ist keineswegs notwendig. Denn, wie ich gezeigt zu haben hoffe, passiert am Todespunkt ein für das Leben wichtiges Kolloid des Zellinhalts einen Irreversibilitätspunkt; dessen Menge kann aber gegenüber der Masse des übrigen Zellinhaltes sehr klein sein.

Die Summanden, aus denen sich diese am Irreversibilitätspunkt zu erwartende Wärmemenge zusammensetzt, sind nun zwei: Nämlich eine

---

[1]) Vgl. Seite 283 des IX. Bandes von Cohns Beiträgen zur Biologie der Pflanzen.

Wärmetönung, die der Zustandsänderung des Kolloids entspricht, dann aber verkleinert sich dabei das Adsorptionsvermögen des Kolloides, eine gewisse Menge Wasser wird frei und dessen Gefrierwärme tritt auf. Über den Betrag von Wärmetönungen, die Zustandsänderungen von Kolloiden begleiten, wissen wir zurzeit wenig. Sie können unter Umständen recht erheblich sein (z. B. beim Verglimmen von Chromhydroxyd). Ich will aber der Einfachheit halber annehmen, daß die durch die Veränderung des Kolloides entstehende Wärme klein gegenüber der Schmelzwärme des freiwerdenden Wassers ist.

Muß nun diese Schmelzwärme des freiwerdenden Wassers genau am Todespunkte auftreten? Theoretisch wahrscheinlich doch nicht: denn, damit der Tod eintritt, muß ja das Wasser schon entzogen, das Kolloid schon vertrocknet sein. Außerdem ist aus experimentellen Gründen nicht zu erwarten, daß diese Wärme scharf an einem ganz bestimmten Punkte auftritt. Die Wärme tritt nicht mit einem Schlage auf, weil solche Zustandsänderungen Zeit brauchen. Zum Beispiel zeigt sich der eutektische Punkt einer verdünnten Kochsalzlösung nicht als ein scharfer Knick, sondern als eine wellenförmige, sich über ein erhebliches Temperaturintervall erstreckende Ausbiegung in der Kurve an (vgl. Fig. 22). Aber selbst wenn die Zustandsänderung unendlich schnell verliefe, so wäre dazu noch nötig, daß tatsächlich alle Punkte des Objektes gleichzeitig die Todestemperatur passieren. Nun wird aber natürlich das Objekt außen stets kälter sein als innen, wo sich das Thermoelement befindet.

Da nun nach Abgabe des beim Irreversibilitätspunkte freiwerdenden Wassers das Kolloid das übrige Wasser wieder zäh festhält, so wird wenig Gefrierwärme freiwerden, sich das Kolloid also relativ schnell abkühlen. Nach alledem ist bestenfalls zu erwarten, daß man in der Gegend des Todespunktes eine starke Veränderung in der Abkühlungsgeschwindigkeit findet, indem die Abkühlungsgeschwindigkeit nach Passieren des Todespunktes relativ groß wird. Selbst das kann man nur dann erwarten, wenn beim Todespunkte tatsächlich die Hauptmenge des Protoplasmas erfriert. Ist das aber nicht der Fall, so kann natürlich durch die Wasserabgabe der übrigen Plasmakolloide, oder des Zellsaftes oder auch durch andere Irreversibilitätspunkte die ganze Erscheinung vollkommen verwischt werden. Nach Voigtländers Versuchen spielen solche Störungen unzweifelhaft eine große Rolle.

Prüft man nun Voigtländers Material in dieser Weise durch, so zeigt sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, daß tatsächlich in der Nähe des Todespunktes die Abkühlungsgeschwindigkeit sehr stark zunimmt, häufig in ganz überraschend scharfer Lage. Ein befriedigend klares Bild kann man aber leider nicht gewinnen; dazu

sind die Kurven, die mit ein und demselben Versuchsobjekt aufgenommen sind, viel zu sehr verschieden. Ich drucke, um das zu illustrieren, eine willkürlich ausgewählte Tabelle von Voigtländer ab, bei der ich nur die Veränderung gemacht habe, daß ich nicht wie Voigtländer nur die Minima, sondern auch die Maxima habe fett drucken lassen. Wir wollen uns zunächst mit der rechts von dem Strich, der die Lage des Todespunktes anzeigt, gelegenen Seite der Tabelle beschäftigen. Hier sollten die Zahlen leichter übersehbar sein, denn in der Gegend von — 18° dürfte doch wohl schon die Hauptmenge des Wassers ausgefroren sein. Man findet aber hier bei den Kurven Nr. 6, 10, 11 und 13 bei etwa — 20° ein ausgeprägtes Minimum der Abkühlungsgeschwindigkeit, während bei 2 und 7 nichts davon zu bemerken ist. Schon in der Anzahl der Minima sind die Kurven ganz verschieden, z. B. haben 1, 2, 6, 9, 10 und 12 3 Minima; die übrigen bis auf 13 nur 2, während man bei 13 sogar 4 Minima herauszählen kann. Auch die Lagen der Minima sind nun ganz verschieden. Zum Beispiel liegen bei 1 und 2 je 3 Minima links vom Todespunkt, bei 6, 9 und 10 2 links davon und 1 auf der rechten Seite. Alles in allem kommen mindestens also 4 verschiedene Minima zur Beobachtung.

Stellt man sich nun auf den Standpunkt, daß Kurven, die in dem rechts vom Todespunkt gelegenen, relativ indifferenten Teile, sehr nahe die gleiche Abkühlungsgeschwindigkeit zeigen, auch in dem links davon gelegenen Teil eine auch nur angenäherte Ähnlichkeit des Verlaufes aufweisen müssen, so wird man auch in dieser Erwartung getäuscht sein, wie dem Leser ein Vergleich der Kurven 2, 4 und 5 zeigen wird. Nur eine Regelmäßigkeit lassen die Kurven erkennen: vergleicht man nämlich die unmittelbar links mit den unmittelbar rechts vom Strich gelegenen Werten, so zeigt sich, wie vorher gesagt, deutlich, daß die Werte bei allen Kurven von links nach rechts rapide kleiner werden, daß die Abkühlungsgeschwindigkeit in der Nähe des Todespunktes zunimmt. Dasselbe wird man, wenn man das übrige Material durchsieht, bei dem überwiegenden Teil der Versuche wiederfinden, bei sehr vielen noch viel deutlicher als auf der abgedruckten Tabelle. Doch würde es mir wenig rätlich scheinen, mich auf so ungleichmäßiges Material zu stützen.

Wie ist nun diese Ungleichmäßigkeit zu erklären? Sie kann ja zum Teil im Objekt begründet sein. Hier ist es nun sehr zu bedauern, daß Voigtländer das Vertrauen in die Verläßlichkeit seiner Messung nicht dadurch stärkt, daß er durch Mitteilung von Kontrollmessungen mit Wasser oder wässrigen Lösungen den Nachweis erbringt, daß seine Apparatur wirklich verläßlich arbeitet.

Und diese Methodik ist zweifellos nicht überall ganz einwandsfrei. Zunächst arbeitet Voigtländer mit einer ungeheuren Empfindlichkeit

a) 1 Skalenteil = 0,0926° C. — Saxifraga crassifolia. — Todespunkt bei — 12,6° C.

| Nullpunkt = 0,0° C | Grad Celsius | | | | — 4,65° | | | | | — 9,3° | | | | | — 13,95° | | | | | — 18,3° | | | | — 22,22° | Anzahl der Maxima |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Skalenteile | —10 | 20 | 30 | 40 | 50 | 60 | 70 | 80 | 90 | 100 | 110 | 120 | 130 | 140 | 150 | 160 | 170 | 180 | 190 | 200 | 210 | 220 | 230 | 240 | |
| Anzahl der Sekunden, die das Objekt braucht, um von dem angegebenen Skalenteil um weitere Skalenteile — 0,926° zu fallen. | 1) | — | **15″** | **10″** | 16″ | **56″** | 17″ | **17″** | 19″ | 23″ | **26″** | 20″ | 15″ | 10″ | 8″ | 8″ | 5″ | 6″ | **5″** | 6″ | 5″ | — | — | — | — | 3 |
| | 2) | — | **18** | 12 | **10** | **15** | **3** | 7 | 8 | 12 | 12 | **18** | 14 | 10 | 6 | 6 | 6 | 5 | **4** | 5 | 5 | 4 | 3 | — | — | 3 |
| | 3) | — | **19** | 18 | 8 | 6 | 7 | **3** | 5 | 5 | 8 | **16** | **16** | 15 | 9 | 4 | 4 | 5 | 4 | **3** | — | — | — | — | — | 2 |
| | 4) | | — | **15** | 12 | **3** | 5 | **4** | 6 | 11 | 17 | 17 | **20** | 11 | 9 | 6 | 4 | 4 | **3** | 4 | 4 | — | — | — | — | 2 |
| | 5) | | 11 | **18** | **11** | 13 | 28 | **32** | **18** | **34** | 28 | 18 | 13 | 12 | 7 | 6 | 6 | 5 | 6 | **5** | 6 | — | — | — | — | 2 |
| | 6) | | — | — | **6** | 7 | 7 | 8 | 17 | 36 | **44** | 27 | 16 | 12 | 10 | 9 | 9 | 8 | 7 | **5** | 6 | 8 | **9** | — | — | 3 |
| | 7) | | **15** | 10 | 11 | **9** | 13 | 15 | 18 | **47** | 37 | 23 | 15 | 14 | 10 | 6 | 6 | 7 | 6 | 7 | **5** | 6 | 6 | 5 | 5 | 2 |
| | 8) | | — | 38 | 52 | **55** | 45 | 35 | 35 | 28 | 22 | 18 | 17 | 16 | 13 | 11 | 11 | **9** | 12 | 10 | **12** | 8 | 9 | **11** | — | 2 |
| | 9) | | **20** | 12 | 11 | 10 | **9** | 15 | 16 | 24 | 30 | **33** | 26 | 16 | 13 | 12 | 11 | **7** | 7 | 7 | 8 | **6** | 8 | 7 | **9** | 3 |
| | 10) | | **40** | 28 | 17 | 10 | 10 | **38** | 37 | 31 | 23 | 21 | 13 | 9 | 9 | 10 | 9 | 10 | 8 | **7** | 9 | 9 | 10 | **10** | — | 3 |
| | 11) | | **36** | 24 | 15 | 12 | 12 | 13 | 19 | 32 | **49** | 40 | 30 | 26 | 18 | 15 | 10 | 9 | 8 | **8** | 8 | 8 | 8 | **10** | — | 2 |
| | 12) | | **40** | 22 | 20 | 15 | 9 | 9 | **8** | 12 | 27 | **35** | **35** | 21 | 19 | 14 | 13 | 8 | 6 | **5** | 6 | 5 | 7 | **8** | — | 3 |
| | 13) | | **15** | 15 | 15 | 15 | **10** | 15 | **31** | **29** | **37** | 28 | 22 | 19 | 14 | 12 | 11 | 12 | 9 | **8** | 9 | 10 | 11 | **12** | — | 4 |

Todespunkt — 12,6° C.

Die fetten Zahlen geben Minima resp. Maxima der Abkühlungsgeschwindigkeit an; die Zahlen rechts von der mit Todespunkt bezeichneten Linie geben die Abkühlungsgeschwindigkeit beim Todespunkt an.

des Galvanometers. Einen Vorteil bringt das nicht mit sich, denn die Messungen enthalten, wie ich an anderer Stelle gezeigt habe, beträchtliche Fehlerquellen, denen gegenüber Fehler in der Temperaturmessung kaum in Betracht kommen. Diese allzu große Empfindlichkeit hat sogar ihre sehr bedenkliche Seite, denn ein so empfindliches System ist natürlich Störungen aller Art im allerhöchsten Grade ausgesetzt. Um das zu illustrieren, mag hier mitgeteilt werden, daß bei den Vorversuchen von Jensen und mir das auf Hochempfindlichkeit geschaltete Galvanometer schon einen Ausschlag von über 10 Skalenteilen zeigte, wenn man die allerdings ziemlich langen Verbindungsdrähte im Magnetfeld der Erde schaukeln ließ.

Nun würde eine solche Überempfindlickeit bei der Aufnahme einer Abkühlungskurve verhältnismäßig wenig geschadet haben; bei der Ausführung einer sehr großen Anzahl von Messungen liegt ja die Wahrscheinlichkeit vor, daß sich Störungen im entgegengesetzten Sinne wiederholen werden — liegt der eine Punkt zu niedrig, so liegt der darauffolgende vielleicht schon zu hoch. Man erhält so zwar keine schöne gleichmäßige Kurve, kann aber im allgemeinen den wahren Verlauf der Kurve mit Sicherheit bestimmen. Bei der Bestimmung der Abkühlungsgeschwindigkeit aber, wobei immer nur ein Paar zusammengehöriger Werte benutzt wird, ist die Gelegenheit für eine solche Kompensation nicht gegeben. Jeder Leser, der die Voigtländerschen Tabellen, besonders in ihrem rechts vom Todespunkt gelegenen Teil, genau durchsieht, wird den Eindruck gewinnen, daß viele Schwankungen der Werte der Abkühlungsgeschwindigkeit im Betrage von 20 oder auch noch mehr Prozent hierauf zurückzuführen sein dürften.

Weiter ist es sehr bedauerlich, daß Voigtländer zwar die genauesten Angaben darüber macht, wie die Temperatur der Bäder für das zweite Thermoelement (die Kühlzelle) konstant gehalten wird, sich aber, soweit wie ich gefunden habe, über die Konstanz und Temperatur des Kältebades, in dem sich das Objekt abkühlt, gar nicht weiter ausläßt. Bei der eminenten Bedeutung von $\vartheta$, der Differenz zwischen Bad und Körpertemperatur, auf die ich auf Seite 155 hingewiesen habe, für das Verständnis der Versuche, muß jede solche Gefrierkurve von genauen Angaben über die Temperatur des Kältebades begleitet werden. Wie leicht können durch mangelhaftes Rühren oder durch Konvektionsströmungen Störungen in der Abkühlungsgeschwindigkeit eintreten, die das ganze Bild der Abkühlungskurve vollständig verändern.

### C. Die Erfrierkurven von Müller-Thurgau.

Am einfachsten ist die Kurve eines gefrierenden und auftauenden Kohlrabiblattes. Die •••• bezeichnen die Kurve, die das Kohlrabi-

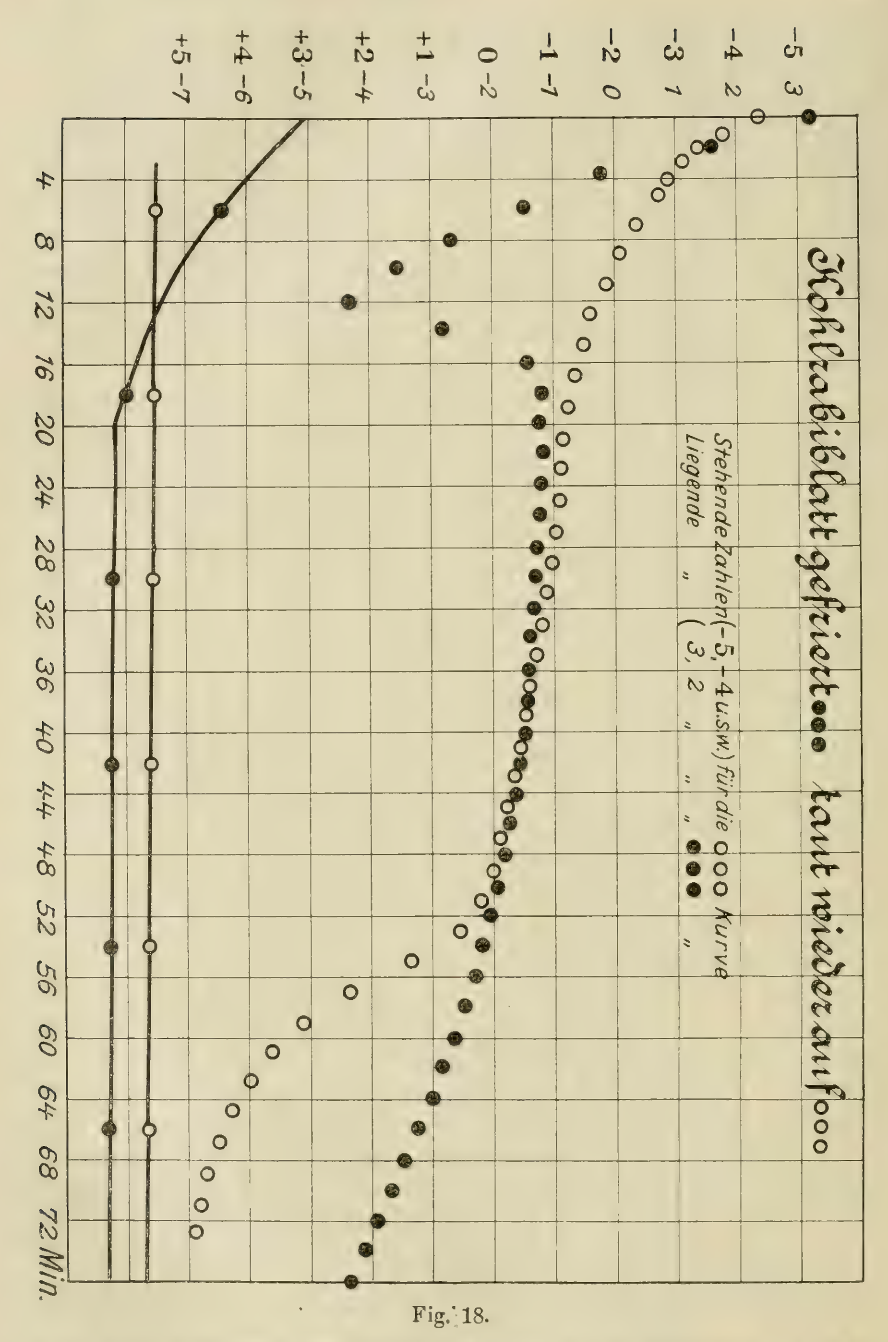


Fig. 18.

blatt beim Gefrieren durchläuft, während die ausgezogene —•—•— Kurve den Gang der Badtemperatur angibt. Der Wert für die Kalorie berechnet sich auf 2,5, 2,0, 2,2, 1,9, 2,1 und 2,0. Da aber bis zu

einer Abkühlung bis auf — 4,0° nur 92 Wärmeeinheiten entwickelt werden, so wäre danach noch etwa die Hälfte des Wassers flüssig. Der Gefrierpunkt liegt bei — 1,2°, die Kurve erreicht ihn aber erst nach einer Unterkühlung um — 3°. Die Hauptmenge der Wärme wird zwischen — 1° und — 2° entwickelt, nämlich 62 Wärmeeinheiten. Doch muß auch bei — 2° noch eine erhebliche Menge flüssigen Wassers vorhanden sein, da zwischen — 2° und — 3° noch 19 und zwischen — 3° und — 4° noch 11 Wärmeeinheiten entwickelt werden. Da nämlich der — etwa ums Doppelte zu hohe — Wert für eine Kalorie ca. 2 Wärmeeinheiten beträgt, so dürfte, wenn alles gefroren wäre, die bei der Abkühlung um einen Grad abgegebene Wärmemenge nur allerhöchstens 1 betragen. Wenn die Substanz wie eine Lösung gefröre, so sollten die in den Intervallen von — 1,2° bis 2°, 2° bis 3°, 3° bis 4° entwickelten Wärmemengen sich verhalten wie die Differenzen der reziproken Werte der Temperaturen, also wie 0,333 zu 0,166 zu 0,0833. Die Zahlen 62, 19 und 11 stehen aber nicht im Verhältnis $1 : \frac{1}{2} : \frac{1}{4}$ zueinander.

Die ○○○○ bezeichnen die Auftaukurve. Die ○–○–○– Kurve ist die Badtemperatur. Da diesmal die Badtemperatur über der Temperatur des Objekts liegt, so steigt die Temperatur, wenn die Kurve fällt. Berechnet man nun abermals den Wert für eine Kalorie, so findet man aus den Werten über + 1° ziemlich nahe denselben Kalorienwert wie vorhin: 1,8° 2,0° 2,3° 2,6° 2,2° usw. Wenn man sich aber der Temperatur Null nähert, wächst die Wärmemenge, deren man zur Erwärmung um einen Grad bedarf, rapide. (Von 1,8 auf 4 und dann unmittelbar am Nullpunkt auf 10.) Wahrscheinlich befindet sich in etwas entfernteren Gegenden des Blattes noch etwas Eis, das erst jetzt auftaut. Aus der Auftaukurve ist auch ersichtlich, daß das Blatt schon bei ziemlich niederen Temperaturen aufzutauen beginnt. Nämlich, um von — 4° bis auf — 3° erwärmt zu werden, braucht das Blatt 5 Wärmeeinheiten, von — 3° bis — 2° 13, von — 2° bis — 1° 31 W.E., und von — 1° bis 0° 30 W.E. Während also die Gefrierwärme bis — 4° 92 W.E. beträgt, reichen zum Auftauen bis auf 0° 79 W.E. aus. Zum Auftauen ist also erheblich weniger Wärme nötig als zum Gefrieren. Ebenso sind, wie dem Leser ein Vergleich zeigen wird, die Wärmemengen, die man der Substanz entziehen muß, um sie während des Gefrierens um 1° abzukühlen, erheblich größer, als die zum Erwärmen um einen Grad ausreichenden. Da wir dasselbe Verhältnis bei allen Kurven wiederfinden werden, so wird dadurch die theoretische Vorhersage, daß die Gefrierwärme von der Schmelzwärme verschieden sein muß, experimentell bestätigt.

Diese Differenz kann nun auf zwei Weisen entstehen: nämlich daß entweder beim Gefrieren oder aber beim Auftauen ein Vorgang

verläuft, welcher Wärme liefert, dann muß die Gefrierwärme zu groß, aber die Schmelzwärme zu klein gefunden werden. Wahrscheinlich

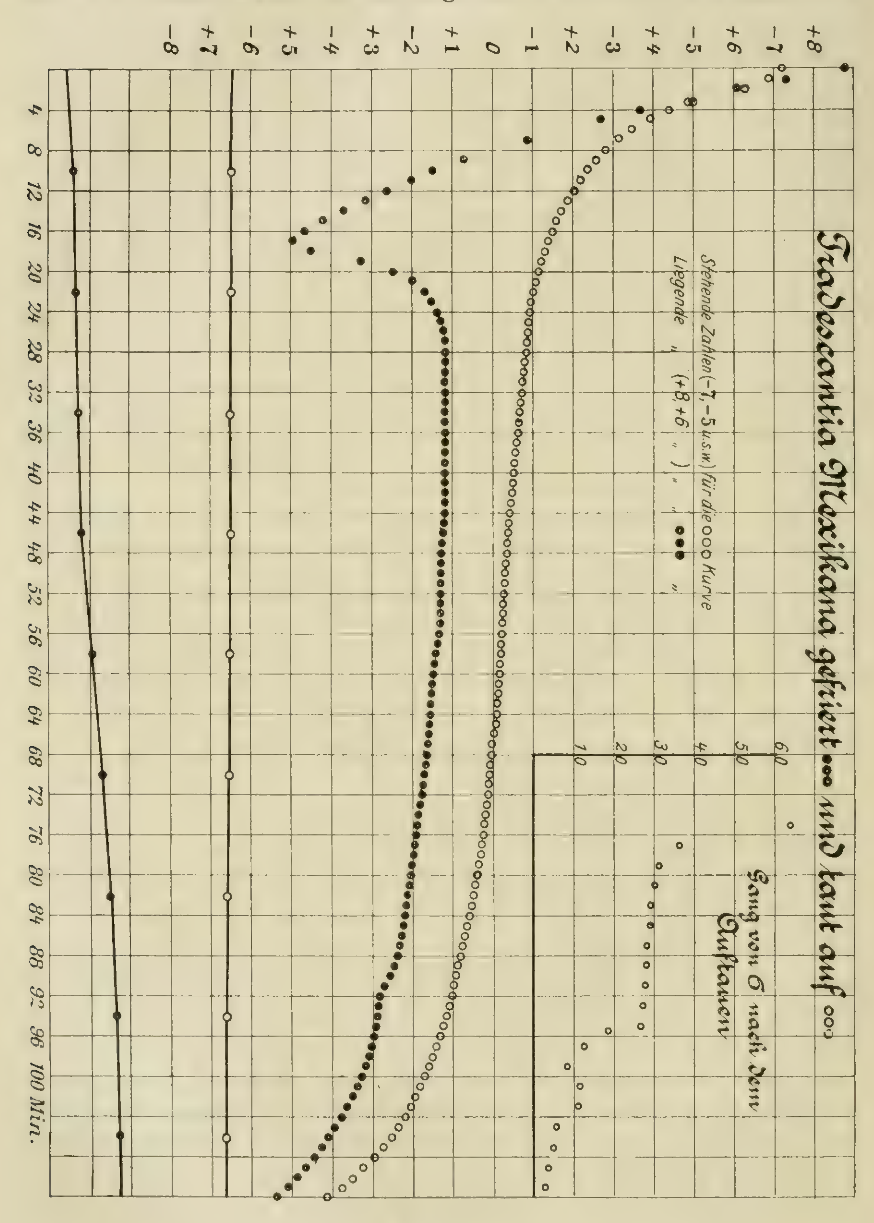



Fig. 19.

verläuft beim Gefrieren ein exothermer Prozeß, denn die Gefrierwärme von $0^0$ bis — $2^0$ im Betrage von 61 Wärmeeinheiten ist gleich den 61 Wärmeeinheiten der Schmelzwärme in demselben Intervall. Die

Differenz entsteht also durch die Verschiedenheit der unter — 2° gelegenen Werte.

Daß aber auch beim Auftauen exotherme Prozesse verlaufen können, sehen wir an der Kurve von Tradescantia mexicana (Fig. 19). Hier fällt die spezifische Wärme σ nach Überschreitung des Nullpunkts beim

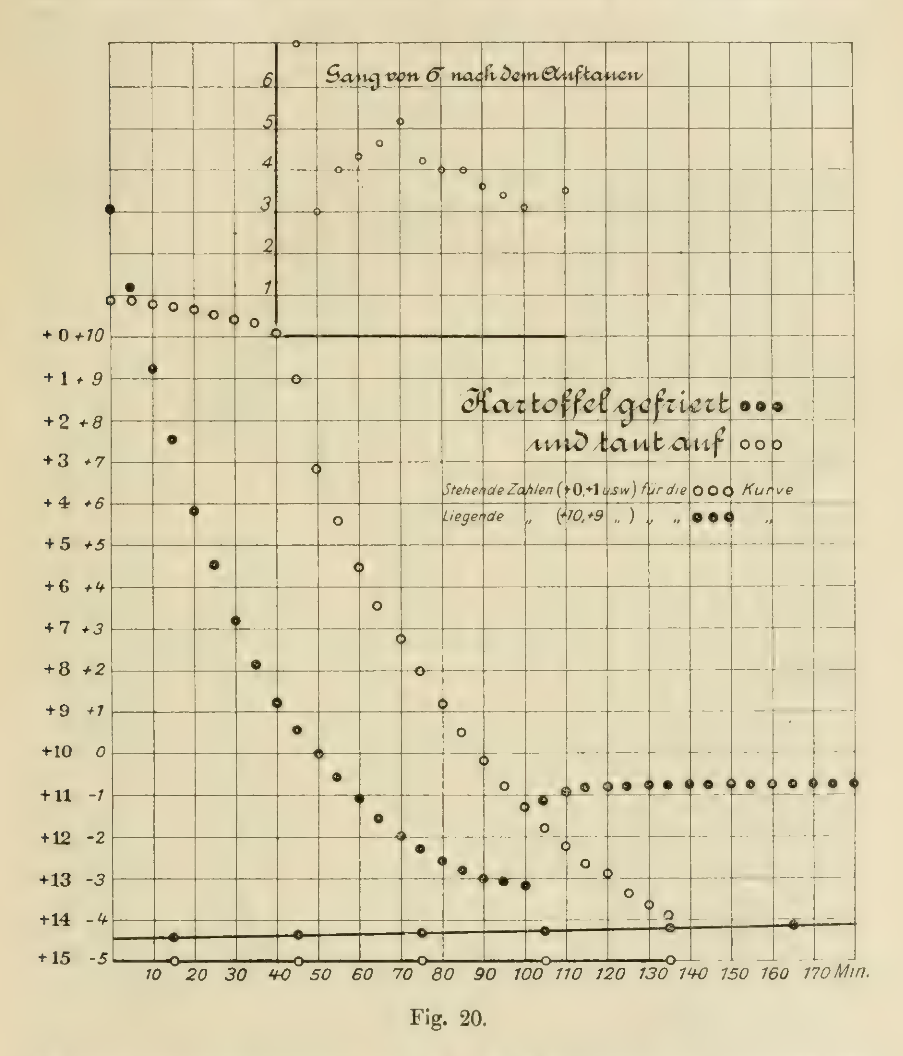



Fig. 20.

Auftauen nicht ziemlich rasch auf den Kaloriewert der Gefrierkurve wie vorhin. Sie bleibt vielmehr, wie die in der Ecke gezeichnete kleine Kurve zeigt, eine ganze Zeit auf einem etwa 10 mal größeren Werte stehen, um dann ziemlich sprunghaft auf den berechneten Wert zu fallen. Im übrigen zeigt die Kurve dieselben Eigenschaften wie die des Kohlrabiblatts. Der Kaloriewert ist diesmal 3,4, die Gefrier-

wärme beim Gefrieren bis auf — 5° beträgt 181 Wärmeeinheiten. Von diesen werden 133 zwischen — 1,2° und — 2°, 27 zwischen — 2° und — 3°, 14 zwischen — 3° und — 4°, 6,6 zwischen —4° und —5° abgegeben. Zum Erwärmen werden gebraucht von — 5° bis — 4° 4 W. E., von dort bis auf — 3° 6,5 W.E., von — 3° bis — 2° 10 W.E., von dort bis auf den Nullpunkt 86 W.E., im ganzen 128 Einheiten. Der sehr große Unterschied zwischen 180 und 130 erklärt sich vielleicht durch das Vorhandensein zweier exothermer Vorgänge, von denen der eine beim Gefrieren, der andere beim Auftauen verläuft.

Auch die Kartoffel (Fig. 20) zeigt eine schwache, aber deutliche Wärmeentwicklung nach Beendigung des Auftauens. Die spezifische Wärme fällt zunächst schroff ab, steigt dann aber wieder nicht ganz auf das Doppelte ihres berechneten Wertes von etwa 3,5°, um dann etwa auf diesen zu sinken. Die Kurve erstreckt sich diesmal nicht bis zur Beendigung des Gefrierens. Es werden der Kartoffel nur 37 Wärmeeinheiten entzogen, während zum Auftauen 60 nötig sind. Diese Zahlen dürften aber falsch sein. Im Kältebade befindet sich das Thermometer an der wärmsten Stelle der Kartoffel, im Wärmebade aber an der kältesten. Ehe nun beim Einsetzen in das Wärmebad sich wieder ein normales Gefälle eingestellt hat, vergeht viel Zeit, die das Flächenstück zu groß erscheinen läßt.

Recht interessant sind die Kurven eines Bohnenblattes, weil diesmal Müller auch die zweite Gefrierkurve aufgenommen hat. Die Kurve ist doppelt aufgenommen worden, und zwar zeigen die beiden Kurven vollkommene Übereinstimmung bezüglich ihres qualitativen Verhaltens, während sie in den Zahlen erheblich voneinander abweichen. Wiedergegeben ist nur eine davon (I) (Fig. 21). Dieser Mangel an Übereinstimmung hat seinen Grund vielleicht in einem Versuchsfehler — nämlich bei der Kurve, die die auffallend großen Wertdifferenzen liefert, zeigt sich nach Beendigung des Auftauens plötzlich, daß der Kaloriewert erheblich kleiner geworden ist. Vielleicht hat sich also die Watteumwicklung gelockert. Die diese Störung enthaltende Kurve wird als II bezeichnet und ihre Zahlenwerte in Klammern gesetzt. Der Kaloriewert bei der Gefrierkurve beträgt 2,7 (4,4). Zum Gefrieren bis — 4° (— 6°) werden gebraucht im ganzen 93 (138) W.E. Davon von — 0,8° bis — 2° 69 (82) W.E., von — 2° bis — 3° 15 (24) W.E., von — 3° bis — 4° 9 (13) W.E. (von — 4° bis — 5° 10 W.E., von — 5° bis — 6° 9 W.E.). Zum Auftauen werden gebraucht im ganzen 75,3 (81) W.E. Davon von (— 6° bis — 5° 4 W.E.,) von (— 5° bis — 4° 4 W.E.,) von — 4° bis — 3° 6,5 (6) W.E., von — 3° bis — 2° 9 (8) W.E., von — 2° bis — 1° 23 (15) W.E., von — 1° bis — 0° 31 (44) W.E. Nach dem Auftauen sinkt die spezifische Wärme schnell auf einen konstanten niedrigen Wert. Es verläuft also

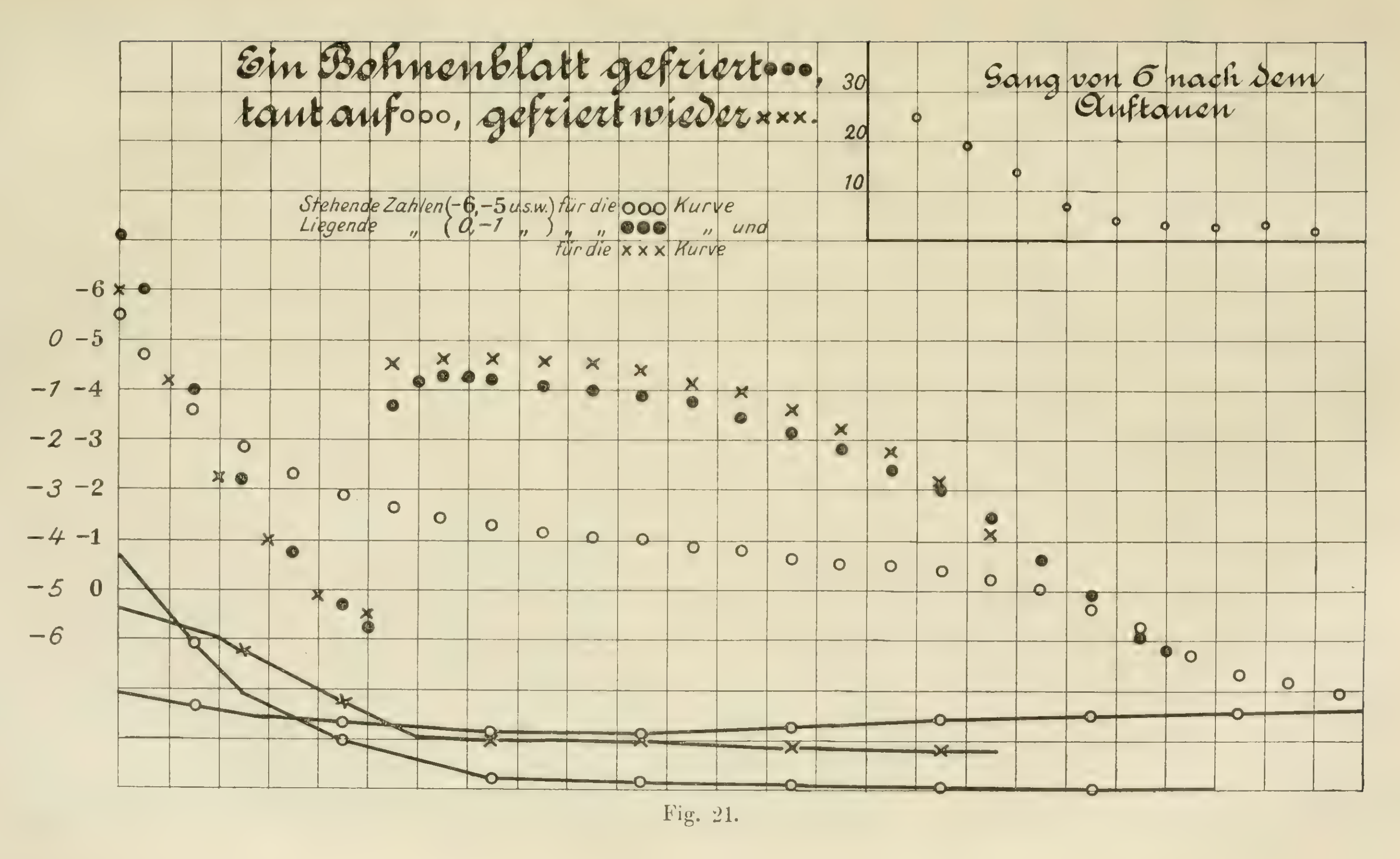

Ein Bohnenblatt gefriert ●●●,
taut auf ○○○, gefriert wieder ×××.
Gang von σ nach dem
Auftauen
30
20
10
Stehende Zahlen (−6, −5 u.s.w.) für die ○○○ Kurve
Liegende " (0, −1 " ) " " ●●● " und
für die ××× Kurve
−6
0 −5
−1 −4
−2 −3
−3 −2
−4 −1
−5 0
−6

Fig. 21.

kein wärmeliefernder Vorgang. Beim abermaligen Gefrieren enthält die Kurve nur 86 (106) Wärmeeinheiten gegen 93 (138) beim ersten Gefrieren, die sich verteilen von — 0,4° bis — 2° 72 (75) W.E., von — 2° bis — 3° 9 (12) W.E., von — 3° bis — 4° 5,3 (7) W.E. Von — 4° bis — 5° 6,6 W.E., von — 5° bis — 6° (6) W.E. Ein durch Gefrieren abgetötetes Bohnenblatt ist also bedeutend energieärmer wie ein frisches. Damit wird unsere dritte Schlußfolgerung bestätigt, nämlich, daß die zweite Gefrierkurve von der ersten verschieden sein muß.

Als Schlußergebnis dieses von dem Erfrieren der Pflanzen handelnden Teils möchte ich hinstellen, daß der Nachweis geführt worden ist, daß sich erfrierende Pflanzen verhalten, als wären sie ein van Bemmelensches Gel.

## D. Über das Erfrieren von Tieren.

Über das Erfrieren von Tieren werde ich mich kurz fassen können. Zunächst scheint die Literatur darüber lange nicht so reich zu sein, wie über das Erfrieren von Pflanzen. Selbst in dem durch seine reichen Literaturangaben bekannten Lehrbuch von Bunge[1]) findet man nur sehr wenige Arbeiten darüber zitiert, darunter sind fast gar keine modernen.

Es ist ja auch schwer, mit niedrigen Tieren Versuche anzustellen. Die Versuchsobjekte sind in der Regel klein, so daß es schon nicht leicht ist, ihre Temperatur zu messen. Immerhin würde sich diese Schwierigkeit durch geeignete Auswahl der Versuchsobjekte wohl überwinden lassen. Aber es tritt dafür eine neue auf. Nämlich schon ein Wurm ist ein recht verwickeltes Wesen und enthält sehr viele verschiedene Arten von Zellen. Nun haben wir aber gesehen, daß jede Zelle, ja wahrscheinlicher noch ein jeder Bestandteil einer Zelle, seinen eigenen Todespunkt hat. Man muß also für die Versuche nur mit Organen arbeiten, die aus größeren Mengen gleicher Zellen bestehen. Arbeitet man aber mit einem ganzen Tiere, so bleibt man natürlich vollkommen im Unklaren darüber, welches seiner Körperkolloide gestorben ist und dadurch den ganzen Organismus desorganisiert hat.

Besonders ungeeignet als Versuchstiere sind Insekten, da bei ihnen alle diese Bedenken zutreffen, wozu noch kommt, daß sie imstande sind, durch chemische Reaktionen nicht unerhebliche Mengen von Wärme zu entwickeln, z. B. bei heftigen Bewegungen. Die Resultate von Messungen nach der kalorischen Methode wären daher bei ihnen wohl ziemlich illusorisch. So erschien es mir von vornherein

---

[1]) Leipzig 1905, Band I, S. 305 u. 310—312.

ausgeschlossen, daß ich das Erfrieren von Insekten theoretisch würde behandeln können, und ich habe mich damit begnügt, das Literaturverzeichnis der ersten Arbeit von Bachmetjew meinem eigenen Literaturverzeichnis einzureihen, um vielleicht einem Leser, der sich hierfür interessiert, die Orientierung etwas zu erleichtern.

Auch sind Tiere in dieser Beziehung nicht so interessant wie Pflanzen. Ihre Kältewiderstandsfähigkeit ist nur klein. Nur wenige von ihnen, von den Mollusken aufwärts (H. Rodel), dürften auch nur — 10° ertragen. Wenn Pictet berichtet, daß Fische und Schlangen, in einen Eisblock eingefroren, Temperaturen von — 15° ertragen hätten, dagegen durch — 20° getötet wurden, so dürfte die Vermutung naheliegen, daß innerhalb der Tiere keine so niedrige Temperatur geherrscht hat. Es ist auch selbstverständlich, daß Tiere keiner so großen Beständigkeit bedürfen wie Pflanzen, denn sie werden ihre große Beweglichkeit benützen, um sich der Einwirkung ungünstiger äußerer Bedingung zu entziehen, indem sie sich z. B. an gut gegen Kälte geschützte Orte verkriechen und dort überwintern. So liefern uns denn die Versuche lange nicht so reichhaltiges Material, um unsere theoretischen Anschauungen daran prüfen zu können. Wir werden aber ausreichendes Material zusammentragen können, um zu beweisen, daß die beim Gefrieren eines Tieres verlaufenden Vorgänge im wesentlichen identisch mit denen sein dürften, die in einer Pflanze unter gleichen Umständen vor sich gehen.

Zunächst finden wir wieder auch bei den Insekten einen scharfen Todespunkt, wie Bachmetjews Versuche zeigen. Nun ist aber die Aufmerksamkeit dieses Forschers durch die Unterkühlungserscheinungen so gefesselt worden, daß er für alles andere blind geworden ist. An das Studium des Unterkühlungsphänomens ist nach meiner Ansicht überhaupt viel Mühe nutzlos verschwendet worden, denn es handelt sich hier ja dabei um einen Metastabilitätszustand, der sich also früher oder später von selber aufheben muß (Voigtländer). Nun ist aber, wie wir wissen, die Neigung des unterkühlten Wassers zur Kristallisation sehr groß, es läßt sich nicht, wie z. B. Glycerin, fast unbegrenzt lange in unterkühltem Zustande aufheben. Diese starke Neigung zur Kristallisation behält das Wasser auch in tierischen oder pflanzlichen Geweben, wie aus der ganzen Literatur unzweifelhaft hervorgeht. Bachmetjew konnte sich nun augenscheinlich die Tatsache, daß ein bestimmtes Insekt erst z. B. bei — 7° erfriert, — einer Temperatur, bei der ja der größte Teil seines Wassers längst ausgefroren sein sollte — nicht recht erklären. Er nahm also an, daß die Todestemperatur mit der Unterkühlung in einem Zusammenhang stünde, und zwar, daß der Tod dann eintrete, wenn das gefrierende Insekt wieder auf die Temperatur gebracht wird, bei der sich früher

die Überkältung aufgehoben hat. Da nun Insekten im allgemeinen nicht sehr kältebeständig sind und sich ganz gut um einige Grade unterkühlen lassen, so ist es auch ganz verständlich, daß tatsächlich der Todespunkt dem Kristallisationspunkt nahe liegt. Ein theoretischer Zusammenhang zwischen beiden besteht aber nicht, und auch Bachmetjew kann keinen dafür angeben.

Recht interessant sind hier auch die Versuche von E. Fischer. Danach scheinen die Insektenpuppen wieder frostbeständiger zu sein als die ausgewachsenen Insekten, denn viele davon scheinen Temperaturen bis — 20° zu ertragen. Interessant ist nun, daß aus diesen Puppen Aberrationen entstehen. Es scheint danach, daß durch die Wirkung der Kälte gewisse, nicht sehr lebenswichtige Körperkolloide dauernd verändert werden.

Damit will ich die Insekten verlassen und wende mich nun zu den Froschmuskeln, über die man in der Literatur wieder eine Reihe von Angaben findet. Zunächst mag erwähnt werden, daß schon Ernst Brücke 1842 fand, daß Froschmuskeln schon durch eine geringe Abkühlung unter den Gefrierpunkt getötet werden. Nähere Angaben finden sich dann bei Du Bois-Reymond:

„Einen ebenso verderblichen Einfluß auf den Muskelstrom als die Siedehitze übt ein solcher Kältegrad aus, daß die Muskeln totenstarr daraus hervorgehen. Läßt man einen Gastroknemius auf den Grund eines kleinen Reagensglases gleiten, in dem sich etwas Blutwasser oder Hühnereiweiß befindet, und stellt dieses mehrere Minuten lang in eine gute Frostmischung, so wird man, gleichviel, ob man den Muskel schnell oder langsam auftauen lasse, nur noch eine geringe Spur von Strom und gar keine von mechanischer Leistungsfähigkeit an ihm entdecken. Nicht immer erscheint dabei die Richtung des Stromes umgekehrt, es kommen aber auch Fälle vor, wo dies der Fall ist. Die Grenztemperatur, bis zu welcher ein einzelner Froschmuskel abgekühlt werden kann, ohne seine Lebenseigenschaften einzubüßen, weiß ich nicht mit Bestimmtheit anzugeben. Es dürfte — 5° bis — 6° unter Null sein."

Auch an einer zweiten Stelle seiner Untersuchung über tierische Elektrizität, Bd. II, 132, findet sich mit voller Bestimmtheit die Angabe: „Wenn ich die Frösche mehrere Stunden bei einer Temperatur unter — 5° ließ, fand ich stets ihre Muskeln völlig tot".

Gänzlich widersprechende Angaben findet man dagegen bei Kühne. Sie sind sicher unrichtig. Ich gebe sie deswegen wieder, weil sie zeigen, wohin es führt, wenn man sich auf Schätzungen der Temperatur verläßt, anstatt die Temperatur im Muskel zu messen. Außerdem ist das Verhalten des aus dem gefrorenen Muskel herausfließenden Saftes für den Kolloidchemiker von allerhöchstem Interesse. Kühnes

Absicht war hauptsächlich, ein präparatives Verfahren zu finden, um diesen Saft in größeren Mengen zu gewinnen. Kühne schreibt darüber folgendes: „Bekanntlich gefriert ein Froschmuskel bei etwa — 5° bis — 7° zu einem festen Eisklumpen, ohne seine Erregbarkeit ganz zu verlieren. Nach dem Auftauen wird er wieder weich und durchsichtig, er kontrahiert sich auf hinlänglich kräftige Reize wieder und wird längere Zeit darauf nach vorherigem Verluste der Erregbarkeit totenstarr. Die Zeit des Eintrittes dieser Veränderung ist abhängig von der Temperatur, bei der der Muskel gefror, und von der Dauer der Abkühlung, so daß im allgemeinen der Muskel sehr rasch zugrunde geht, wenn man ihn lange bei sehr niederer Temperatur hält. Für meine Zwecke habe ich es vorteilhaft gefunden, die Muskeln zwischen — 7° und — 10° etwa drei Stunden lang zu erhalten und dann erst zur Verarbeitung des Eises zu schreiten. Solche Muskeln bleiben nach dem Auftauen in einem auf 15° geheizten Zimmer durchschnittlich noch sechs Stunden erregbar, und es war deshalb vorauszusetzen, daß auch die darin enthaltene Flüssigkeit noch ihre normale Eigenschaft besitzen würde. Schneidet man die Muskeln der Unterschenkel von 8—12 durch Injektion mit 1% Kochsalzlösung von Blut gereinigten Wasserfröschen einzeln, ohne sie an ihren Oberflächen zu verletzen, herunter, so kann man sie zu einem kompakten Haufen vereinigt bei derselben Temperatur in etwa drei Stunden in einen zusammenhängenden festen Eisklotz verwandeln; derselbe wird in der Kälte zu einem schneeartigen Pulver gestoßen. Bringt man diesen Muskelschnee ins warme Zimmer, so taut er schon bei — 3° zu einer syrupartigen, sehr trüben Flüssigkeit auf, welche einzelne Sehnenfasern und daneben noch einzelne größere Muskelstückchen enthält. Von diesen Verunreinigungen kann sie durch ein grobporiges Leinenfilter getrennt werden, das jedoch nur wenige Tropfen durchläßt und sich dann verstopft. Der letzte durchfallende Tropfen pflegt im Verhältnis zu den erst durchgedrungenen ziemlich klar zu sein; er besitzt eine gelbliche Farbe und verwandelt sich, wenn man ihn auf eine bis zur Zimmertemperatur erwärmte Porzellanplatte fallen läßt, augenblicklich in einen festen, ziemlich durchsichtigen Kuchen, der erst beim Aufheben von der Platte sich zu trüben beginnt. Die Masse im Leinenfilter läßt sich gießen wie eine zähe Flüssigkeit, beim Blasen auf ihre Oberfläche wirft sie Wellen, mit einem abgekühlten Glasstabe kann man Tropfen herausheben, die nur wenig Neigung zum Fadenziehen zeigen. Fällt ein Tropfen davon in Wasser von 0 Grad, so verwandelt er sich sofort in eine weiße undurchsichtige Kugel, die anfangs die Festigkeit des Kautschuks besitzt und erst nach längerer Zeit härter wird. In Salzsäure, wie in Natronlauge und in Kochsalz löst sich der gebildete Tropfen wieder auf. Die Flüssigkeit

reagiert zunächst alkalisch. Läßt man das mit der Flüssigkeit gefüllte Gefäß 2—3 Stunden im warmen Zimmer stehen, so wird der Inhalt fest. Die Erstarrung der Muskelflüssigkeit beginnt in den der Glaswand zunächst gelegenen Teilen und vorzugsweise an Stellen, die durch Staubteilchen verunreinigt sind. Hier bilden sich weiße Punkte, die allmählich an Größe zunehmen und zur Bildung gelatinöser Schollen an der Oberfläche führen. Nach vierstündigem Aufenthalte bei einer Temperatur von 15° reagiert die Masse in der Regel deutlich sauer. Zu dieser Zeit kann man auch beim Umkehren des Gefäßes geringe Mengen ausgepreßter dünner Flüssigkeit von schwacher Opalescenz gewinnen."

Für den Biochemiker sind diese Angaben von Kühne deswegen von so großem Interesse, weil es sich ersichtlich um eine Ausfällung durch Konzentrationssteigerung der H-Ionen handelt. In Verbindung mit der von Haber[1]) entwickelten Theorie des Muskels dürfte das von Kühne beschriebene Phänomen zur Erklärung der Totenstarre erheblich beitragen.

Herrmann dagegen kann im allgemeinen Kühnes Angaben nicht bestätigen. Er scheint die Muskeln auf einem auf der Kältemischung schwimmenden Uhrglas gefrieren lassen zu haben: „Jeder Muskel, welcher durch und durch völlig hart gefroren war, wobei das Aussehen weiß und trübe wird, verfällt nach dem Auftauen einer beschleunigten Erstarrung. Der aufgetaute, noch nicht erstarrte Muskel besitzt bereits ein von dem gewöhnlichen verschiedenes Aussehen; er ist eigentümlich glasig durchscheinend. Die Starre unterscheidet sich von der gewöhnlichen nur durch eine ganz ungewöhnliche Verkürzung und sehr reichliches Auftreten eines sehr sauren Serums; der Muskel schwimmt beinahe in seinem Safte."

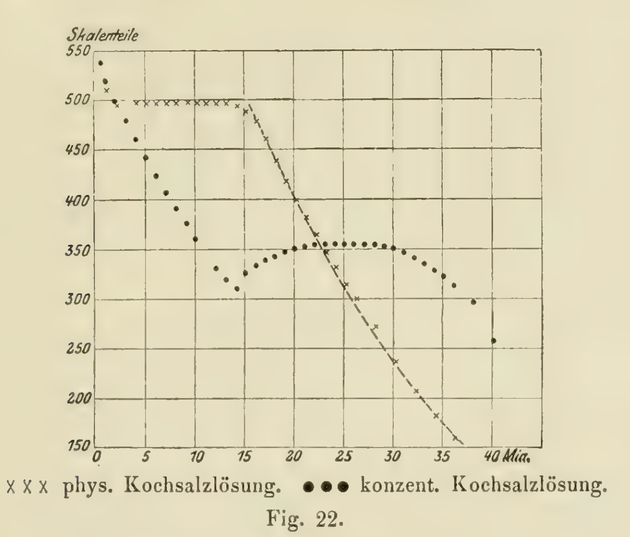
Ein Froschmuskel ist aber, wie Jensen und ich bei unseren Versuchen sahen, längst tot, ehe er totenstarr wird. Die Totenstarre scheint vielmehr ein sekundäres Phänomen zu sein, dessen Eintreten durch das Erfrieren beschleunigt wird. Sie hängt unzweifelhaft mit einer Konzentrationsänderung der H-Ionen zusammen, denn eben aufgetaute, zwar erfrorene, aber noch nicht totenstarre Muskeln zeigen nach Herrmann keine saure Reaktion.

Ich möchte da nun auf einige Versuche zu sprechen kommen, die ich in Gemeinschaft mit Prof. Jensen über die Bindung des Wassers im Froschmuskel angestellt habe. Wir haben nach der Differenzmethode mit Hintereinander-Aufnahmen und einem Kältebade von Äther und Kohlensäure gearbeitet. 500 Skalenteile der Galvano-

[1]) Haber und Klemensiewicz, Zeitschrift f. phys. Chemie, Bd. 67, S. 385 (1909).

meterskala entsprachen 78°. Da nun die von uns im Folgenden untersuchten Objekte mit physiologischer Kochsalzlösung isosmotisch sind, so empfahl es sich, zunächst deren Gefrierkurve aufzunehmen. Dies sollte nach der Theorie folgendermaßen aussehen:

Nach Eintritt des Gefrierens läuft die Kurve, während das Wasser ausfriert und der Rest immer konzentrierter an Kochsalz wird, zunächst eine Zeit lang der t-Achse fast parallel, um sich zuerst langsam, dann immer schneller von ihr zu entfernen, bis schließlich am kryohydratischen Punkte noch ein zweiter Gefrierpunkt, der der gesättigten Salzlösung, auftreten müßte. Die Kreuzkurve der Figur 22 zeigt das wirklich erhaltene Resultat: Während zwar im oberen Teile sich in der langsamen Trennung die theoretische Vorhersage bestätigt, so ist dagegen im unteren Teile nirgends ein kryohydratischer Punkt zu finden (Fig. 22).




x x x phys. Kochsalzlösung. ● ● ● konzent. Kochsalzlösung.

Fig. 22.

Um die Ursache dieser Erscheinung kennen zu lernen, nahmen wir die Kurve einer konzentrierten Kochsalzlösung auf, die Punktkurve der Figur 22. Zunächst tritt eine gewaltige Unterkühlung ein, die sich nur langsam wieder aufhebt, so daß die Kurve eine ganze Reihe von Minuten braucht, um wieder auf den kryohydratischen Punkt zu kommen.

Dieser langsame Aufstieg kann nun entweder dadurch verursacht sein, daß die Kristallisationsgeschwindigkeit des Eises unter den Umständen nicht sehr groß ist, oder dadurch, daß der Wärmewiderstand mit seiner großen Masse erst erwärmt werden muß. Jedenfalls tritt so nicht ein scharfer Knick, sondern nur eine Ausbiegung an der Gefrierkurve der physiologischen Kochsalzlösung auf. Interpoliert man

nämlich mit Hilfe eines verbiegbaren Kurvenlineals aus den oberen und unteren Werten eine gleichmäßig verlaufende Kurve, so sieht man, daß die nächsten, unter dem kryohydratischen Punkte gelegenen Werte zu weit nach rechts liegen, was auf einen wärmeliefernden Vorgang hindeutet.

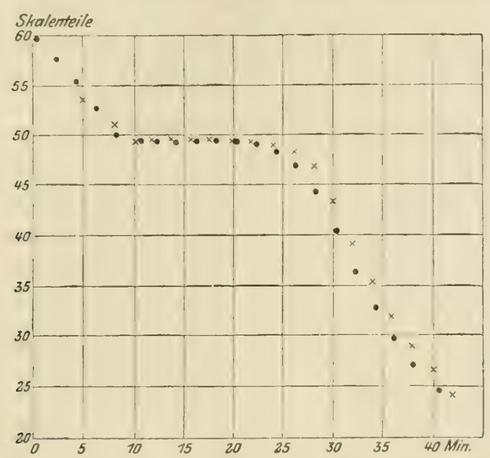
Nach diesen Versuchen gingen wir zur Untersuchung von Froschmuskeln über. Wir wollen aber hier zunächst einige Bemerkungen machen, die für alle folgenden Kurven gelten. Da man die Länge der horizontalen Stücke miteinander vergleichen will, so braucht man einen festen Punkt in der Gefrierkurve, nach dem man die koordinierten Zeiten zusammenlegen kann. Dafür ist natürlich der Beginn des Gefrierens besonders geeignet. Nun läßt er sich aber aus der Kurve nicht ohne weiteres feststellen. Jede Kurve zeigt eine geringe Unterkühlung.

Wir haben nämlich niemals starke Überkühlungen beobachten können, sondern nur solche von einigen Zehntel Graden. Die Ursache dafür möchte ich in Übereinstimmung mit Mez in der Verwendung von enganliegenden Glasröhrchen sehen. Die Wände werden nämlich beim Hineinziehen etwas feucht. Dieses an der Glaswand anhaftende Wasser gefriert natürlich bald, da es sich wegen seiner großen Oberfläche und kleinen Masse sehr schnell abkühlt. Durch die an der Wand fortwachsenden Kristalle wird der Muskel geimpft. Weil nun zuerst nur wenig Keime vorhanden sind, kann es trotzdem noch zu einer geringen Unterkühlung kommen. Wie wir mit einem frei auf der Thermonadel aufgespießten Muskel arbeiteten, fanden wir eine größere Unterkühlung. Außerdem liegt bei allen Kurven der der Unterkühlung unmittelbar vorhergehende Wert etwas zu hoch.

Der Fixpunkt muß also künstlich geschaffen werden. Wir haben ihn durch graphische Interpolation ermittelt, und zwar als den Schnittpunkt des horizontalen Stückes mit dem vor dem Gefrierpunkte gelegenen Teile. Man kann ganz ruhig mit dem Lineal interpolieren, da man ja zur Interpolation nur ein so kleines Temperaturintervall benützt, daß sich in diesem die treibende Kraft nicht erheblich ändert. Der unterste Wert muß aus dem Grunde, den wir vorhin angegeben haben, etwas oberhalb der Geraden liegen bleiben. Dieses Ineinanderdrücken ermöglicht es einem auch, sich ein Urteil über die Verläßlichkeit der Kurven zu bilden. Sie müssen in dem vor dem Gefrierpunkte liegenden Teile ineinanderlaufen. Kurven, bei denen das nicht der Fall ist, enthalten eine Störung, zeigen dann auch stets im weiteren Verlaufe eine Beeinflußung in gleichem Sinne und wurden daher als unbrauchbar verworfen.

Das Ergebnis eines solchen Versuches zeigt die Figur 23. Da die Kurven streng vergleichbar aufgenommen sind, so kann man ohne

irgendwelche Umrechnungen aus der Größe der von ihnen umschlossenen Flächenstücke sofort Schlüsse auf die beim Gefrieren entwickelten Wärmemengen ziehen. Die Kreuzkurve gibt die beim Gefrieren eines frischen Muskels erhaltenen Zahlen wieder. Einige Zeit nach dem Auftauen wurde der Muskel totenstarr und preßte eine erhebliche Menge Wasser aus. Nach diesem Befunde hätte man eine




Froschmuskel gefriert: x x x zum ersten, ● ● ● zum zweiten Male.

Fig. 23.

Abnahme des im Kolloid gebundenen Wassers erwarten sollen. Zu unserem großen Erstaunen zeigte die gepunktete Kurve, die mit dem aufgetauten Muskel aufgenommen wurde, eine merkliche Verkürzung des horizontalen Stückes, also eine Abnahme des freien Wassers. Dafür hat sie aber in dem abfallenden Teile eine geringe Neigung, also einen Wärme liefernden Vorgang.

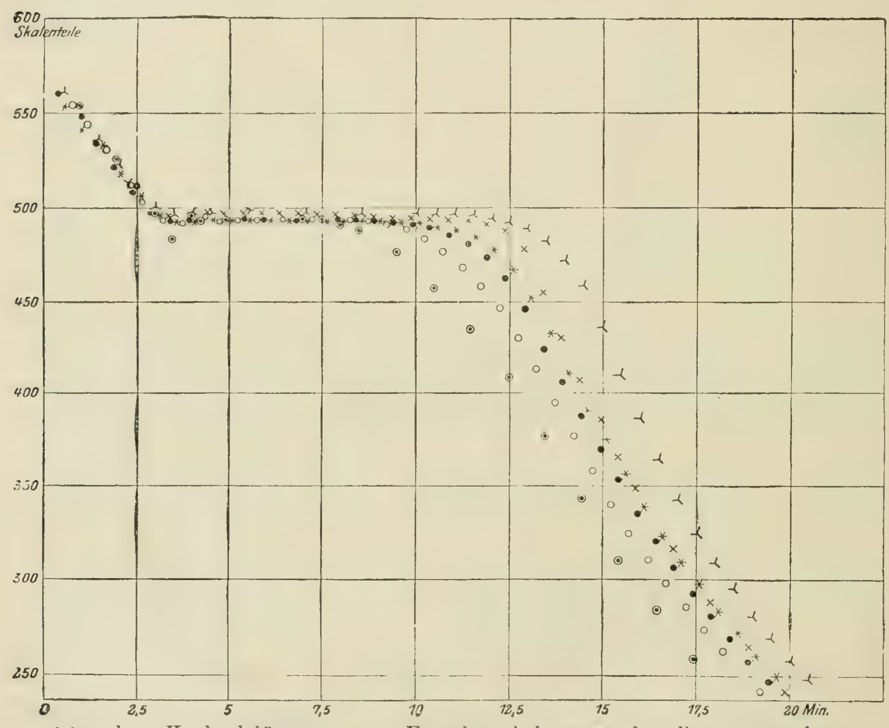
Das heißt: Nach oder bei der Abtötung durch das Gefrieren verläuft ein Vorgang, durch welchen das Wasser in eine nicht näher bekannte Bindung eintritt, aus der es erst bei tieferen Temperaturen wieder frei wird. Der Gesamtinhalt eines Muskels an Wärme nimmt bei der Abtötung ab.

Dieses unerwartete Ergebnis ließ uns zunächst an einen Fehler in der Methode denken, nach dem wir aber erfolglos gesucht haben. Dann überzeugten uns die in der folgenden Figur dargestellten Kurven in ihrer Gesamtheit von der Zweifellosigkeit der Tatsache, daß die Menge des gebundenen Wassers um so größer zu sein scheint, je mehr der Muskel durch die vorhergehende Behandlung geschädigt worden ist.

Um eine etwas größere sich abkühlende Masse zu haben, wurde diesmal mit einem Muskelbündel gearbeitet. Von den in der Figur

dargestellten Kurven ist die λ-Kurve die Kurve einer physiologischen Kochsalzlösung, dieser am nächsten steht die Kurve des frischen Muskels, wieder energieärmer und reicher an gebundenem Wasser scheinen die beiden Kurven mehrmals gefrorener Muskeln zu sein. Die Menge des ausgepreßten Wassers vermehrt sich nach jedem Ausfrieren.

Noch stärkere Abweichung zeigt die Kurve eines auf 100° gebrachten Muskels, bei welcher Operation aus dem bei der Totenstarre ausgepreßten Safte große Mengen von Eiweißstoffen ausfielen. Das Versuchsgefäß wurde dabei, durch ein übergeschobenes Glasrohr geschützt, in siedendes Wasser gesenkt. Bis hierin ist es stets derselbe Muskel, an dem hintereinander im Versuchsröhrchen die verschiedenen Operationen vorgenommen sind.




λλλ phys. Kochsalzlösung. ××× Froschmuskel. ●●● derselbe zum zweiten, ∗∗∗ derselbe zum dritten Male. ○○○ Muskel gekocht. ⊙⊙⊙ Muskel zerkocht.

Fig. 24.

Die Kurve des zerkochten Muskels zeigt die allerstärkste Abweichung. Das Zerkochen konnte natürlich nicht im Versuchsröhrchen stattfinden, sondern wir mußten uns mit einem Kunstgriff helfen.

Beim Ausziehen des Glasrohres, aus dessen einer Seite das Versuchsröhrchen geformt wurde, wurde die andere Seite aufgehoben.

Aus dieser wurde nun das unten geschlossene und in seiner Form so weit wie möglich dem Versuchsröhrchen ähnliche Zerkochröhrchen hergestellt, in dieses der Gastroknemius des anderen Beines desselben Frosches hineingetan, oben zugeschmolzen und dann in eine bei etwa 115° siedende Chlorcalciumlösung für längere Zeit eingesenkt. Dann wurde der Boden in Eis gestellt und durch Erhitzen mit einer Flamme das im oberen Teile kondensierte Wasser nach unten hin abdestilliert. Das aufgesprengte Röhrchen wurde zum Versuche verwendet.

Die Kurven zeigen nun deutlich, daß, je kürzer das horizontale Stück ist, desto langsamer dann später der Abfall geschieht. Das kann man nur so deuten, daß das Wasser, das während des horizontalen Teiles nicht gefriert, dann später erst bei weiterem Abkühlen auskristallisiert. Man könnte also vielleicht denken, daß durch die Schädigung in steigendem Maße ein ziemlich junges Gel entsteht, das sein Wasser sehr energisch festhält. Diese Vermehrung des gebundenen Wassers scheint in allen Fällen einzutreten, in dem der Muskel abstirbt. Bringt man einen Muskel in eine Atmosphäre von Chloroform, so beginnt er sich zusammenzuziehen, er erscheint im Licht nicht mehr opak, sondern von innen her opalartig erhellt, als ob etwas in ihm ausfiele. Er preßt dann ebenfalls Wasser aus. Die Gefrierkurve eines durch Chloroform getöteten Muskels verläuft unterhalb der des frischen.

Wir haben nun die Frage zu entscheiden, ob der frische Muskel adsorbiertes Wasser enthält. Da sein horizontales Stück sehr bedeutend kürzer ist, wie das der physiologischen Kochsalzlösung, so sollte man denken, daß er tatsächlich eine erhebliche Menge adsorbierten Wassers enthalten müßte. Man darf aber nicht vergessen, daß der Muskel viel weniger Wasser im $cm^3$ enthält, als eine physiologische Kochsalzlösung. Da nun das spezifische Gewicht des Muskels 1,07 und sein Eiweißgehalt etwa 20% ist, so enthält er noch 0,86 Gramm Wasser pro $cm^3$. Seine Gefrierwärme sollte also um 14% kleiner sein, als die eines $cm^3$ Wasser. Will man aber diesen Wert aus der Kurve ermitteln, so stößt man auf die Schwierigkeit, daß man ebensowenig einen scharfen Endpunkt des Gefrierens angeben kann, wie vorhin einen Anfangspunkt. Dem Punkte des Beginns des Gefrierens kommt aber theoretisch wenigstens eine Existenz zu. Von einem Punkte, bei dem das Gefrieren zu Ende ist, kann man aber natürlich überhaupt nicht reden. Immerhin aber kann man mit Hilfe eines verbiegbaren Kurvenlineals interpolieren, um wieviel die Länge des horizontalen Stückes der Kurve von dem einer physiologischen Kochsalzlösung verschieden ist. Dabei ist natürlich die Voraussetzung, daß die Kurve nicht gar zu sehr von der der physiologischen Kochsalzlösung abweicht und sich so mit dieser vergleichen

läßt. Interpoliert man auf diese Weise, so findet man, daß die Schmelzwärme des Muskels um 14% kleiner ist, als die der physiologischen Kochsalzlösung. Also genau um den berechneten Betrag. Danach kann die Menge des gebundenen Wassers unmöglich sehr groß sein. Etwas gebundenes Wasser aber muß der Muskel enthalten, denn seine Abkühlungskurve fällt ja weniger steil ab, als die des destillierten Wassers, obgleich auch hier die Neigungsdifferenz nur so gering ist, daß die Menge des gebundenen Wassers keineswegs über einige Prozente betragen kann. Ob nun dieser Widerspruch auf eine Ungenauigkeit der Versuche oder Extrapolationsmethode zu schieben ist, oder einer geringen Wärmeentwicklung an der Stelle, wo der starke Abfall stattfindet, zuzuschreiben ist, wage ich nicht zu entscheiden. Herr Prof. Jensen vertritt in seiner Veröffentlichung diesen Standpunkt, wobei er sich einer rechnerischen Extrapolationsmethode bedient. Gut damit übereinstimmen würde, daß, wie wir sehen werden, der Muskel gerade an der Stelle, wo die Kurve umbiegt, abstirbt, was natürlich von einer erheblichen Wärmetönung begleitet sein kann.

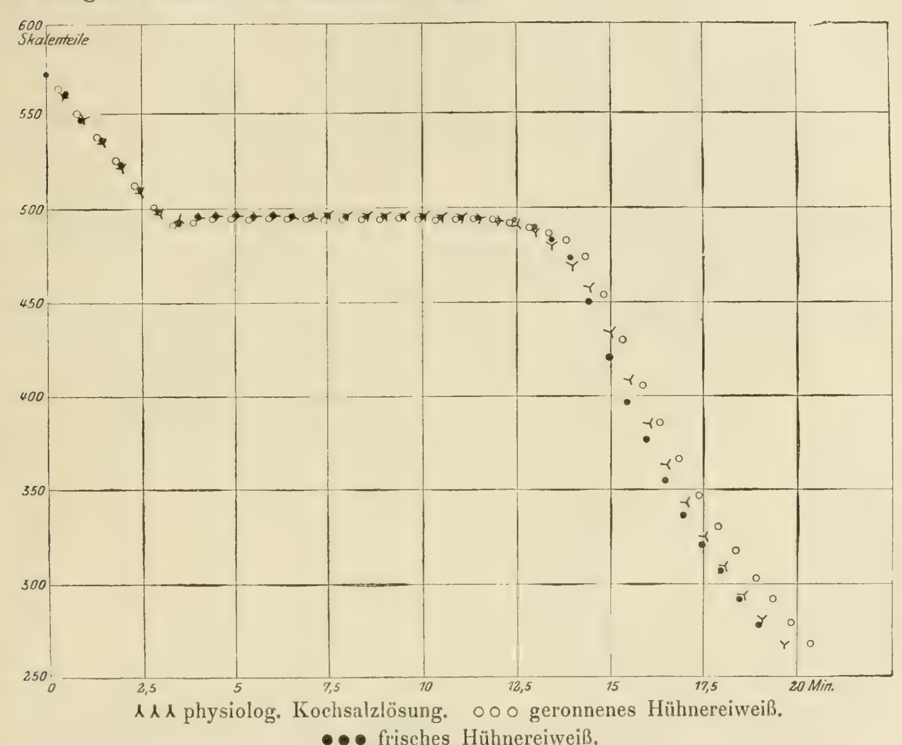
Ich will mich aber da des Urteils enthalten, weil nach meiner Ansicht die Versuche nicht genau genug sind. Nämlich, wie aus der Zeichnung ersichtlich, verläuft die Kurve des zum dritten Male gefrierenden Muskels etwas über der des zum zweiten Mal gefrierenden, während sie nach meiner Ansicht mit ihr zusammenfallen müßte. Die Abweichung dürfte also durch Versuchsfehler hervorgerufen sein und ist übrigens so klein, daß meine Schlüsse dadurch nicht beeinflußt werden. Jedenfalls dürfte die Menge des gebundenen Wassers im frischen Muskel viel kleiner sein, als in den von Müller-Thurgau untersuchten pflanzlichen Geweben.

Recht interessant in dieser Beziehung sind auch die Kurven von Hühnereiweiß, die die folgende Figur darstellt. Diesmal ist die energiereichste Kurve die des geronnenen Eiweißes, die noch energiereicher ist, als die der physiologischen Kochsalzlösung (Fig. 25).

Ich würde es für am wahrscheinlichsten halten, daß hier beim Gefrieren ein exothermer Vorgang verläuft, ähnlich dem, den wir vorhin beim Gefrieren von Gelatinegallerte kennen gelernt haben. Denn das Eiweiß verhält sich nach dem Auftauen wie gefrorene Gelatine. Wie aus einem Schwamme läuft das Wasser aus ihm heraus. Doch scheint das geronnene Eiweiß immerhin etwas Wasser adsorbiert zu halten, denn seine Kurve senkt sich langsamer als die der physiologischen Kochsalzlösung.

Dagegen kann das frische Hühnereiweiß keine erheblichen Mengen Wasser adsorbiert enthalten. Nämlich, da das Gewicht von 1 cm³ Hühnereiweiß 1,05 Gramm ist, und davon etwa 0,12 Gramm Eiweiß sind, so müßten sich im cm³ noch 0,93 Gramm Wasser befinden. Die

Gefrierwärme müßte also um 7 % kleiner sein, als die der physiologischen Kochsalzlösung. Die Extrapolation ergibt nun 5 %. Eine recht befriedigende Übereinstimmung. Nimmt man noch hinzu, daß im stark abfallenden Teile die Neigung der Eiweißkurve stärker ist als die der physiologischen Kochsalzlösung, so kommt man zu der Überzeugung, daß ungeronnenes Hühnereiweiß sicher keine erheblichen Mengen Wassers fest adsorbiert hat.




⅄⅄⅄ physiolog. Kochsalzlösung. ○○○ geronnenes Hühnereiweiß.
●●● frisches Hühnereiweiß.

Fig. 25.

Wir kommen nun auf den Todespunkt der Froschmuskeln. Die Angaben, die man in der Literatur bei Kühne, Hermann und Du Bois-Reymond darüber findet, schwanken stark. Man würde aber etwa denken, daß der Todespunkt bei — 6° liegt. Da aber keiner der Autoren die Temperatur in den Muskeln selber gemessen hat, so ist diesen Angaben kein großes Gewicht beizulegen.

Wir waren nun, im Gegensatz zu unseren Vorgängern, in der glücklichen Lage, nicht nur die Temperatur im Muskel selber messen zu können, sondern waren durch Messungen der Zeit auch über die Mengen des ausgefrorenen Wassers unterrichtet. Als Kriterium über Leben und Tod benützten wir die elektrische Reizbarkeit des Muskels. Ich gebe hier einige Versuche wieder.

Abkühlung bis gegen Ende des Ausfrierens von freiem Wasser. Besonders großer Gastroknemius von Rana esculenta, frisch; Hubhöhe 14,5 mm.

| t | ϑ | t | ϑ | |
|---|---|---|---|---|
| 5h 15 | 620 | 5h 22,5 | 529 | Bad — 33° |
| 23 | 521 | 23,5 | 512 | |
| 24 | 504 | 24,5 | 498 | 0 = 501,5 |
| 25 | 497 | 25,5 | 498 | |
| 26 | 498 | 26,5 | 498 | |
| 34 | 497 | 34,5 | 497 | |
| 35 | 496 | 35,5 | 495 | |

Hubhöhe 7 mm.

Derselbe Gastroknemius abgekühlt bis zum ersten Anfang des Ausfrierens von gebundenem Wasser.

| t | ϑ | t | ϑ | |
|---|---|---|---|---|
| 6h 24 | 650 | 6h 31 | 580 | Bad — 33° |
| 33 | 540 | 34 | 510 | |
| 34,5 | 501 | 35 | 497,5 | 0 = 502 |
| 35,5 | 498,8 | 36 | 498,8 | |
| 36,5 | 498,8 | 37 | 498,9 | |
| 38 | 499,0 | 38,5 | 499,0 | |
| 39 | 498,7 | 39,5 | 498,8 | |
| 43,5 | 498,0 | 44 | 497,8 | |
| 45 | 497,0 | 46 | 496,5 | |
| 47 | 495,0 | 48 | 493,0 | |
| 49 | 495,5 | 50 | 486,5 | Muskel glasig. |

Bei einem Rollenabstand von 30 mm unerregbar.

Der andere Gastroknemius desselben Tieres. Hubhöhe 35 mm.

| t | ϑ | t | ϑ | |
|---|---|---|---|---|
| 7h 34 | 630 | 7h 38,5 | 541 | Bad — 29,5 |
| 39,5 | 523 | 40,5 | 507 | 0 = 502 |
| 41,5 | 499,0 | 42,5 | 499,2 | |
| 49,5 | 498,0 | 50,5 | 497,5 | |
| 51,5 | 496,8 | 52,5 | 495,8 | |
| 53,5 | 493,8 | 54,5 | 493,0 | |
| 55,4 | 491,0 | 56,5 | 489,0 | |
| 57,5 | 485,8 | | | |

Bei Rollenabstand 30 noch 8 mm Hubhöhe, dann bei Rollenabstand 60 nur 4 mm,bei nochmaliger Wiederholung 0.

Es zeigt sich also, daß fast alles Wasser aus dem Muskel ausfrieren kann, ohne daß er getötet oder ernstlich beschädigt wird. Die

Temperatur, bei der eine ernstliche Schädigung eintritt, dürfte bei etwa 490 Skalenteilen = — 1,5° liegen, während eine Abkühlung auf 495 noch relativ unschädlich ist. Daß der Muskel des Versuchs A noch lebend in den Reizapparat gebracht werden kann, dann aber binnen kurzem der Desorganisation erliegt, dürfte nach den Versuchen von Molliard und Matruchot verständlich sein. Jedenfalls ist das Kolloid, das erfriert, schon ziemlich alt, denn sein Irreversibilitätspunkt liegt bei einem hohen Wasserpartialdruck.

Ob der Muskel auch bei — 1,5° erfrieren würde, wenn er sich in dem ganzen Tiere befindet, ist mir fraglich, denn es könnte ja durch chemische Reaktionen so viel Energie entwickelt werden, daß die Schädigung ausgeglichen wird. Dafür würden z. B. die Versuche von Heubel sprechen.

Als Ergebnis dieses von dem Erfrieren der Tiere handelnden Teiles würde ich hinstellen, daß die Tiere zwar weniger kältebeständig sind als die Pflanzen, beim Erfrieren aber sich ihnen so ähnlich verhalten, daß man wohl mit Recht annehmen kann, daß dieselben Erscheinungen, die wir dort als Ursachen des Gefriertodes nachgewiesen haben, auch hier in Erscheinung treten.

Breslau, Physikalisches Institut der Kgl. Universität.

Bei der Redaktion eingegangen 15. September.

---

## Literaturverzeichnis.

Unter den im Texte angegebenen Autorennamen finden sich die Arbeiten aufgeführt, aus denen man Näheres über die gerade behandelte Frage ersehen kann. Der hinter dem Namen stehende eingeklammerte Buchstabe, z. B. J. Alexander (K), sagt aus, mit welchen Versuchsobjekten sich der Verfasser vorwiegend beschäftigt. Dabei bedeutet das eingeklammerte (K) Kolloide, das eingeklammerte (T) Tiere, das eingeklammerte (P) Pflanzen.


J. Alexander (K), Die Wirkungen von Kolloiden auf die Kristallisation. Ztschr. f. Kolloide, Bd. 4 (1909), S. 86.

Ambronn (K), Über die mikroskop. Struktur der Gele. Verhandlungen der Sächs. Ges. d. Wiss. (Mathem.-Phys. Klasse) (1891) 43, 28.

Andriaschew (T), Handb. f. die rationelle Bienenzucht. Kijew 1890. (Russisch.)

A. Apelt (P), Neue Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 9, S. 215.

Bachmetjew (T), Über die Temperatur der Insekten in Bulgarien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 66, 521 (1899); 67, 529 (1900.)

— Experimentelle Studien an Insekten. Bd. I (1901).

Becquerel (T), Traité de physique considérée dans ses rapports avec la chimie et les sciences naturelles. Paris. Tome II. p. 59, 60, 61 (1844).

Van Bemmelen (K), Das Hydrogel und das kristallinische Hydrat des Kupferoxyds. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 5, S. 466 (1894). — Das Wasser in den Kolloiden. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd 13, S. 233 (1897). — Die Adsorption. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 18, S. 14 (1898). — Die Isotherme des kolloidalen Eisenoxyds bei 15°. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 20, S. 185 (1899). — Die Adsorption von HCl und KCl aus wässriger Lösung. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 23, S. 11 (1900). — Die Adsorption von Stoffen aus Lösungen. Anorg. Chem. Bd. 23, S. 321 (1900). — Die Einwirkung von höheren Temperaturen auf das Gewebe des Hydrogels d. Kieselsäure. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 30, S. 365. — Adsorptionsverb. von Hydrogels. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 36, S. 380 (1903).

Berger (T), Mém. de la soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, VII (1836).

Berthold (T), Neue Beobachtungen über die Temperaturen der kaltblütigen Tiere. Göttingen (1835).

Bierkander (P), Abhandl. d. Königl. Schwed. Akad. 1878.

Bobart (P), Philosoph. Transact. 165.

O. Bobertag (K), C. Feist und H. W. Fischer, Über das Ausfrieren von Hydrosolen. Ber. d. Dtsch. chem. Ges. (1908) III. Bd., S. 3675.

O. Bobertag u. H. W. Fischer, Über das Ausfrieren von Gelen. Ztschr. für Biochem. 18. (1909).

— Über die Kräfte zwischen Kolloid u. Flüssigkeit. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Breslau 1909.

Brandt (T), Darstellung u. Beschreibung der in der Arzneimittellehre in Betracht kommenden Tiere. Berlin 1832.

Braun (P), Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1861.

Bredig (K), Ztschr. f. angew. Chem. (1898) S. 945.

Breyer (T), Ann. Soc. entomolog. belge. Tome IV. p. 92. 1860.

Brown (P), Proceed. of the Royal Society (1897) Bd. 62, p. 160.

E. Brücke (T), Über die Ursache der Totenstarre. Müllers Archiv. f. Anatomie u. Physiologie 1842, S. 178.

G. Bruni (K), Über das Ausfrieren von Gallerten. Ber. d. Dtsch. chem. Ges. (1909), Bd. I, S. 563. Rendiconti d. Soc. Chim. di Roma 3, 1 (1905).

Buchholtz (P), Unters. üb. d. Einfluß d. Temperaturen auf Bakterienvegetationen. Archiv f. experimentelle Pathol. u. Pharmakol. 4. Bd., pag. 159.

Buffon (P), Observ. d. différents effets. Mém. de l'acad. roy. des sciences de Paris. A. 1737, p. 273—298.

Bunge (T), Lehrbuch der Physiologie des Menschen. Aufl. II. Leipzig 1905. Bd. I, 310.

Büsgen (P), Waldbäume 1897, p. 43.

Bütschli (T), Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels, insbesondere der Respiration bei den Insekten. Archiv f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Medizin von Reichert u. Du Bois-Reymond, p. 348 (1874).

C. de Candolle (P), Archives des scienc. physiques et naturelles de Genève (1895) Bd. 33, p. 504.

Caspary (P), Bot. Ztg. 1854, p. 665. — Bot. Ztg. 1855, p. 449. — Bot. Ztg. 1857, p. 329.

J. Cavarret (P), Physique médicale de la chaleur produite par les êtres vivants. Paris 1855, p. 479.

Charpentier (P), Bot. Ztg. (1843), p. 13.

Chodat (P), Bulletin d. l'Herbier Boissier (1896) Bd. 4, p. 894.

Cohn (P), Beiträge zur Biolog. d. Pflanzen, I. Bd. 2. Heft, pag. 213.

Le Conte (P), Lond., Edinb. and Dubl. phil. mag. and journal of sc. 36. Jan. 1850.

Dalmer (P), Über Eisbildung in d. Pflanzen mit Rücksicht auf die anatom. Beschaffenheit derselben. Flora 1895, Bd. 80, S. 436.

John Davy (T), Ann. de physique et de chimie 33. Bd. p. 180 Bibliothèque univ. des sciences et des arts 1826.

Decrosen (T), Isis 1845, p. 734.

Derham (P), Mém. de l'Acad. Roy. des sciences. An. 1709.

Detmer (P), Über die Zerstörung der Molekularstruktur der Pflanzenzellen. Bot Ztg. 44. 1886, p. 521.

Dixon und Joly (P), The path of transpiration current. Annals of Botany Vol. 9, 1895, p. 403—420, ein Referat darüber in der Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 12, S. 408.

Döhnhoff (T), Du Bois-Reymonds Archiv f. Physiol. 1872, p. 723.

Dorfmeister (T), Über den Einfluß d. Temperaturen bei d. Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mitteil. d. natur. Vereins f. Steiermark, Jahrg. 1879, Graz 1880, p. 4.

O. Drude (P), Handbuch der Pflanzengeographie, 1890, p. 24.

Du Bois-Reymond (T), Untersuchungen über tierische Elektrizität. Bd. I. Berlin 1849, S. 180. Bd. II, Berlin 1850, S. 132.

Duhamel (P), Observations des différents effets que produisent sur les végétaux les grandes gelées d'hiver et les petites gelées du printemps. Mém. de l'Acad. roy. des sciences de Paris A. 1737, S. 273—298. Phys. des arbres. Paris 1758 I. II. S. 343—353.

Duméril (T), Ann. d. sc. nat. T. 17, p. 10, 1852.

Dutrochet (T), Recherches sur la chaleur propre des êtres vivants à basse température. Ann. des sciences naturelles. Zoologie. II. Ser. 13. p. 5—58. Jan.-Juni 1840.

Eberth (P), Untersuchungen aus dem patholog. Institut zu Zürich, II. Heft, 1874, pag. 37.

Eidam (P), Die Einwirkung verschiedener Temperaturen und des Eintrocknens auf die Entwickelung von Bact. Termo Duj. Beitr. zur Biolog. d. Pflanz. I. Bd. 3. Heft, pag. 208.

Erikson (P), Über die Förderung der Pilzkeimung durch Kälte. Cent. für Bakter. Abt. II. 4, 557.

F. Escombe (P), Proceed. of the Royal Society 1897, Bd. 62, p. 160.

Ewarth (P), Annals of Botany 1898, Bd. 12, p. 366 und p. 33.

C. Feist, H. W. Fischer u. O. Bobertag (K), Über das Ausfrieren von Hydrosolen. Ber. d. Dtsch. chem. Ges. (1908) III. Bd., S. 3675.

A. Fischer (P), Jahrbuch f. wiss. Botanik, Bd. 22, S. 158.

A. Fischer (P), Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 22 (1891), S. 73.

E. Fischer (T), Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuch. über die Phylogenese d. Vanessen. Berlin, 36 pag. 1895. — Neue experiment. Unters. u. Betrachtungen über d. Wesen und die

Ursachen d. Aberrationen in d. Faltergruppe Vanessa. Berlin, 67 pag. 1896. — Zwei sonderbare Aberrationen von Vanessa antiopa u. eine neue Methode zur Erzeugung d. Kälteaberration. Sonderdr. aus der Illustr. Wochenschr. f. Entomolog. Neudamm, 7 pag. 1897. — Beitr. zur experimentellen Lepidopterologie. Illustr. Wochenschr. f. Entomolog. Neudamm, Bd. II: Nr. 33, p. 513—516; Nr. 37, p. 577—583; Nr. 38, p. 595-600; Nr. 44, p. 689—695; Bd. III: Nr. 4, p. 49—53; Nr. 12, p. 181—183; Nr. 16, p. 241—243; Nr. 17, p. 262—264; Nr. 18, p. 278-280; Nr. 23, p. 354-357 (1898). Bd. IV: Nr. 3, p. 33—34; Nr. 5, p. 67—69 (1899). — Experiment. kritische Unters. über das prozentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessen-Aberrationen. Societas entomolog. 13 Nr. 22, p. 169—171; Nr. 23, p. 177—179 (1899).

H. W. Fischer (K), O. Bobertag und C. Feist, Über das Ausfrieren von Hydrosolen. Ber. d. Dtsch. chem. Ges. (1908) 3. Bd., S. 3675.

H. W. Fischer u. P. Jensen (T), Das Wasser im Muskel. Biochem. Ztschr. (1909) 20. Bd., 1. und 2. Heft.

H. W. Fischer u. O. Bobertag (K), Über die Kräfte zwischen Kolloid und Flüssigkeit. Breslau 1909, Schles. Ges. f. vaterl. Kultur.

— Über das Ausfrieren von Gelen (K). Biochem. Ztschr. Bd. 18 (1909).

Flügge (P), Mikroorganismen, 3. Aufl. 1896, Bd. I. p. 440

Flury u. Gutbier (K), Über das Auftreten und Ausfrieren der Hydrosole. Ber. d. Dtsch. chem. Ges. (1908) 3. Bd. S. 4259.

Frank (P), Krankheiten der Pflanzen. II. Aufl. 1894, Bd. I, pag. 197.

Fredericy (S), Ar. de biologie 20 (1905) 709. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique (1901) 68.

Frisch (P), Sitzungsber. d. Wiener Akad. 1877, Bd. 75 Abt. 3, p. 257.

Girard (T), Etudes sur la chaleur libre dégagée par les animaux invertébrés et spécialement les insectes. Ann. des sciences. naturelles. Zool. 5. Sér. 11, p. 134—274 (1869). — Les Méthodes expérimentelles pouvant servir à rechercher la chaleur propre. Ann. soc. Entomolog. de France. Tome I, p. 503—508 (1861). Tome II, p. 345—347 (1862). Tome III, p. 92 — 98 (1863).

Göbel (P), Die Regeneration. Wiss. Ergebnisse des intern. botan. Kongresses. Wien 1905, S. 226.

Göppert (P), Über Einwirkung niederer Temperaturen auf die Vegetation in der Gartenflora Deutschlands, Rußlands und der Schweiz. Stuttgart 1879, p. 259. — Bot. Ztg. 1871, S. 399. — Über die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen wärmerer Regionen gegen Kälte. Ber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur (1873). — Wärmeentwicklung in den Pflanzen. 1830, p. 94; Bot. Ztg. 1875, p. 613; Über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. 1883, I. c. p. 59. Bot. Jahrb. 1873, p. 263. — Höhe der Kältegrade, welche die Vegetation überhaupt erträgt. Bot. Ztg. 1871, p. 49-76.

H. Gorke (P), Über chemische Vorgänge beim Erfrieren der Pflanzen. Landwirtschaftliche Versuchsstationen LXV p. 149.

Gouteron (P), Mémoir. de l'Acad. Roy. des sciences. An. 1709.

Graber (T), Die Insekten. München 1877-79.

— Thermische Experimente an der Küchenschabe. Archiv f. d. gesamte Physiologie des Menschen u. d. Tiere von Pflüger, Bd. XLI, p. 240—256 (1887).

A. Gutbier u. Flury (K), Über das Auftreten u. Ausfrieren der Hydrosole. Ber. der Deutschen chem. Ges. (1908) 3. Bd., S. 4259. — Studien über kolloidale Sulfide. Ztschr. f. anorg. Chem. Bd. 32 (1902), S. 292.

Haberlandt (P), Die Schutzeinricht. d. Keimpflanz. 1877, p. 48. Bot. Jahresbericht 1879, p. 259. Österr. Bot. Ztschr. 1876, p. 249. — Die Einwirkung des Frostes auf gequellte Samen. Landwirt. Ztg. 1874, p. 804.

Hardy (P), Observ. sur quelques espèces ligneuses des pays chauds etc. Bibl. universelle de Genève 1853. Auszug in d. Bot. Ztg. 1854, 202.

Hermbstädt (P), Magazin d. Ges. naturw. forsch. Freunde in Berlin. II. Jahrg. 1808, p. 316.

Herrmann (T), Die Erstarrung infolge starker Kältegrade. Pflügers Archiv f. die Physiol. 1871, S. 89.

Herschel, Sir John (P), Notice of a remarkable disposition of ice round the decaying stems of vegetables during frost. Lond., Edinb. and Dubl. phil. mag. and Journal of sc. II. Jan. 1833, p. 110.

Heubel (T), Pflügers Archiv 45, 564 ff. (1885).

Höber (T u. P), Physikal. Chemie der Zellen und Gewebe. Leipzig 1906. II. Aufl. 48.

H. Hoffmann (P), Pflanzenklimatologie 1857, S. 329.

Hofmeister (P), Die Zelle, S. 53. — Grundzüge der Pflanzenklimatologie. Leipzig 1875, S. 325—333.

Al. Horvath (T), Beiträge zur Lehre über den Winterschlaf. Würzburg (Stahel) 1878.

— (T) Würzburger Verhandl. N. F. Bd. 15, S. 187. 1881.

Huber (T), Nouvelles observat. sur les abeilles. 2. Edition, considérablement augmentée (par son fils Pierre Huber). 2 Tomes. Paris et Genève 1792 bis 1814.

— (T), Neue Beobachtungen über die Bienen. Voigts Magazin für den neuesten Zustand der Naturkunde, mit Rücksicht auf die dazu gehörigen Hilfswissenschaften. Bd. 7, p. 433—444. (1804.)

J. Hunter (T), Philosophical transactions (1778), p. 27. Philosoph. transactions (1775) Vol. LXV. 2, p. 446 und 1776, 78. — Philos. transactions (1792),

Hupfauf (P), Über die Wirkungen der Winterfröste 1879/80 auf die Nadelhölzer. Forstw. Zentralbl. 1880, 263.

Paul Jensen (T) u. H. W. Fischer, Der Zustand des Wassers in der überlebenden und abgetöteten Muskelsubstanz. Ztschr. f. allgem. Physiolog. 11. Bd. 1. Heft. 1910. — (K), Das Wasser im Muskel, Ztschr. f. Biochem. 20. Bd. 1. u. 2. Heft (1909).

E. Jung (P), Compt. rend. (1884) Bd. 98, p. 747.

Karsten (P), Bot. Ztg. 1861, p. 289.

Paul Klemm (P), Jahrb. f. wiss. Botan. 28, 1895, S. 641.

W. Kochs (T), Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig völlig unterbrochen werden? Biolog. Zentralbl. Bd. 10, p. 673, 1890. Über die Vorgänge beim Einfrieren und Austrocknen von Tieren und Pflanzen. Ebenda. Bd. 12 p. 330. 1892. — Biolog. Zentralblatt Bd. 15, S. 372. 1895. – Biolog. Zentralblatt Bd. 11, S. 498. 1891.

Kodis (T), Zentralblatt für Physiologie 12, p. 593, 1898.

Kühl (K), Pharmaz. Ztschr. (1908) S. 582.

Kühne (P), Untersuchungen üb. d. Protoplasma. Leipzig 1864, p. 88, 100 u. ff. Über Protoplasma und Kontraktilität, S. 3.

Kunisch (P), Über die tötliche Einwirkung niederer Temperatur auf die Pflanzen. Inaug.-Dissertat. Breslau 1880.

A. Labbé (P), La Cytologie, 1898, p. 37.

H. Lecoq (T), De la transformation du mouvement en chaleur chez les animaux. Compt. rend. des séances de l'Acad. d. sciences. Paris, Tome LV. p. 191 bis 192 (1862).

Lewith (T), Archiv f. experiment. Patholog. Bd. XXVL. p. 341, 1890.

B. Lidforss (P), Zur Physiolog. u. Biolog. d. wintergrünen Flora. Bot. Zentralblatt (1896) Bd. 68, S. 33.

Lindner u. Picton (K), Journal chem. soc. 61, 1377.

H. Link (P), Einige Bemerkungen über die Wirkung des Frostes auf die Gewächse im Winter. 1822—1823. Verhandlungen des Vereins zur Beförderung des Gartenbaues. S. 165, Berlin 1824.

Ljubavin (K), Über das Gefrieren kolloidaler Lösungen. Journal d. russ. phys.-chem. Ges. 21, I. 397—407 (1889). (Ref. V. f. Kolloide 1, 53. 1907).

Lottermoser (K), Beiträge zur Kenntnis des Hydrosol- und Hydrogelbildungs-Vorganges, I. Zeitschrift f. phys. Chem. Bd. 60, 462. Über das Ausfrieren von Hydrosolen. Ber. d. Dtsch. chem. Ges. (1908) 3. Bd. S. 3976.

Ludwig (P), Bot. Zentralblatt (1899) 80, 405.

G. Malifitano u. A. Moschkoff (K), C. rend. d. l'Acad. des sc. 150, 710 (1910).

E. v. Martens (T), Über die Verbreitung der europäischen Land- u. Süßwassergasteropoden. Tübingen 1855. Württemb. wiss. Jahrb. 11. Jahrg.

Martins (P), L'hiver de 1870—1871 etc. Mém. de l'Acad. des sc. et lettres de Montpellier. Tome VII, p. 527.

Matruchot (P), et Molliard, Modifications prod. par le Gel. Revue Générale de Botanique 14. (1902.) Paris. 401, 463, 522.

Melloni (T), Ann. de physique et de chimie. 68. Bd., p. 207.

Merrifield (T), Transact. Entom. Soc. p. 425, 1884.

C. Mez (P), Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora, Bd. 94, 1905, Heft 1.

Mohl (P), Über die anatom. Veränderungen d. Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Bot. Ztg. 1860, p. 1—17. Bot. Ztg. 1848, p. 6, p. 48. — Wärmeentwicklung. Vermischte Schriften. Tübingen 1845, p. 375. Bot. Ztg. 1847, S. 321.

Molisch (P u. K), Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena (Fischer) 1897. — (P), Das Erfrieren von Pflanzen bei Temperaturen über den Eispunkt. Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. der Wiss. zu Wien, Bd. 105, Abt. I (1896).

Moll (P), Der Naturforscher (1881) Nr. 9.

Molliard et Matruchot (P), Modifications prod. par le Gel. Rev. génér. de Botan. 14, 477 (1902).

Herm. Müller-Thurgau (P), Über das Erfrieren des Obstes. Schweiz. Ztschr. f. Obst- u. Gartenbau. Jahrb. f. wiss. Botan. 1895, 28. — Über das Gefrieren und das Erfrieren der Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb. (1880) 9. Bd. S. 133. — Landwirtsch. Jahrbuch 1886, 15. Bd. S. 453. — Landwirtsch. Jahrb. 1882, S. 751—828. Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperaturen. Schweiz. Ztschr. f. Obst- u. Gartenbau, 1894.

Mussehl (T), Über das Winterleben der Stockbiene (Apis mellifica) in Isis. 1836, p. 572.

Nägeli (P), Sitzungsber. d. Münchener Akademie 1861, I. p. 271. Das Mikroskop, II. Aufl. 1877, S. 455.

Naudin (P), Annal. d. sc. nat. 1877, VI. Sér. Bd. 5, p. 323.

Newport (T), Philos. Trans. 1837, Part. II. — Philos. Trans. Part. II. p. 551 (1836).

Nicolet (T), Recherches pour servir à l'histoire des produrelles. Mém. de la société helvétique. Tom. VI, 88 pag. 1841. Paralleltitel: Neue Denkschriften der allgemeinen Schweizer Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften.

Nobili et Melloni (T), Recherches sur plusieurs phénomènes calorifiques entreprises au moyen du thermomultiplicateur. Ann. de phys. et chim. Tome XLVIII, p. 198—217 (1831).

Noll (P), Über frostharte Knospenvariationen. Landw. Jahrb. Bd. 14, 1885, p. 708. — Beobachtungen u. Betrachtungen über embryonale Substanzen. Biolog. Zentralbl. Bd. 23, S. 281, 321, 401.

Nördlinger (P), Baumphysiologie. Bedeutung des kalten Winters 1879—1880. Illustrierte Gartenztg. von Lebl. 25. Jahrg. 1881, S. 6 ff.

Oberdick (P), Beobachtungen über das Erfrieren vieler Gewächse u. namentlich unserer Obstbäume. Ravensburg 1872.

M. Pauly (T), Der illustrierte Tierfreund. Graz 1896, S. 42 u. 79, referiert im Zentralbl. f. Physiologie. Bd. 10, S. 682, 1897.

Pfeffer (P), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II. (1904), p. 315.

R. Pictet et E. Juny (P), Compt. rend. 1884 Bd. 98, p. 747. — Journal chem. soc. 61, 1377. — Archives d. sc. phys. et nat d. Genève 1893, III. Sér. Bd. 30, p. 311.

Pouchet (T), Recherches expérimental. sur la congélation des animaux. Robins Journal de l'anatomie et de physiologie. III. p. 1, 1866.

W. Preyer (T u. P), Über die Erforschung des Lebens. Jena, Mauke 1893.

Prillieux (P), Ann. des sciences nat. 1850. V. nr. 12, 124. Coloration en bleu de quelques orchidées sous l'influence de la gelée. Bulletin de la société bot. 19. (1872) 152.

Réaumur (T), Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des insectes. Paris 1734, II. S. 144, II. 1736, III. 1737, IV. 1738, V. 1740, VI. 1742. — Amsterdamer Ausgabe: I. u. II. 1737, III. 1738, IV. 1740, V. 1741, VI. 1748.

Redemann (T), De caloris ratione in asphycticis 1835.

Regnault (T), Ann. de phys. et chim. 3. Sér. XXVI. p. 517, 1819.

Reichenau (T), Die Züchtung des Nesselfalters (ein Beweis für den direkten Einfluß des Klimas). Kosmos V. 12, p. 46, 1882.

R. Rein (P), Untersuchungen über den Kältetod der Kartoffel. Zeitschr. f. Naturwissensch. Halle, Bd. 80, 1908.

Rengger (T), Physiol. Untersuchungen über die tierische Haushaltung der Insekten. Tübingen 1817.

P. Rittinghaus (P), Verh. d. naturw. Vereins d. Rheinlande. Jahrgang 43, 5. Folge Bd. 3, p. 164.

H. Roedel (T), Über das vitale Temperaturminimum wirbelloser Tiere (1881). Dissert. Halle.

Sabatani (T) Jour. de physiol. et pathol. génér. 1902.

Sachs (P), Bericht über die physiolog. Tätigkeit in den landw. Versuchsstationen 2, 175 (1860). — Kristallbildungen beim Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Auftauen saftiger Pflanzenteile. Ber. d. Königl. Sächs. Ges. zu

Leipzig. Mathem. Naturw. Klasse, 12. Bd. (1860), p. 1—50. — Handbuch der Experimentalphysiol. der Pflanzen 1865, p. 57. — Lehrb. der Botan. IV. Aufl. S. 65. — Gesammelte Abhandl. über Pflanzenphysiologie, Bd. I, Leipzig 1892.

Th. Saussure (P), Mémoir. de la société de physique et d'hist. nat. de Genève Teil III, sec. Part. p. 1—25.

Schübler (P), Inaug.-Diss. von F. G. Schübler, Tübingen 1826, vollständig abgedruckt in Poggendorfs Annalen, 1827, Bd. 10, S. 581.

Schuhmacher (P), Beitrag zur Morphologie und Biologie der Alkoholhefe. Sitzungsber. der Math.-Phys. Klasse d. Wiener Akad. d. Wiss. Abt. I. 1874.

Max Schultze (T), Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. p. 48, 1863.

H. Schulz (T), Über das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Stoffwechsel und Körpertemperatur bei Amphibien und Insekten. Inaug.-Diss. Bonn, 20 pag 1877.

Schwendener (P), Das Mikroskop, II. Aufl. 1877, S. 455.

Senebier (P), Physiol. végétal. T. III. Chapitre 8, de la chaleur et du froid relativement aux plantes.

C. Semper (T), Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere.

Slevogt (P), Hermbstädts Archiv d. Agrikulturchem. 3. Bd. I. Heft, Berlin 1807.

Standfuß (T), Experiment.-zoolog. Studien mit Lepidopteren. Denkschrift der Schweiz. Naturforscher-Ges. Bd. XXXVI, 81 pag. 1898.

Strasburger (P), Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen. 1878, p. 62.

Tautphoeus (P), Über die Keimung der Samen etc. Inaug.-Diss. München 1876. p. 58—65.

H. Thiel (P), Landw. Zeitung für Westfalen und Lippe. 1872, S. 34.

Thiselton-Dyer (P), Procend. of. Roy. Soc. 65, 361. 1899.

D. Timm (T), Die Biene und die Bienenwohnung. Güstrow 1882.

A. Vogel (K), Über die Veränderung, welche einige Stoffe des organischen Reiches beim Gefrieren erfahren. Gilberts Ann. d. Physik. 46 (1820) 137.

H. Voigtländer (P), Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 9, S. 359.

Aug. Weismann (T), Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig, 94 pag. 1875. — Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zool. Jahrbücher, Jena, Bd. VIII. 74 pag. 1895.

A. Weltert (P), Die tiefen Temperaturen (1895), p. 75.

W. Went (P), Annals of the Bot. 1898, Bd. 12, p. 33.

Wiesner (P), Untersuchung über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse, Sitzungsber. d. mathem.-naturw. Klasse d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Wien, 64. Bd. I. Abt. p. 465—510.

Wildenhof (P), Grundriß d. Botan. Berlin 1810, p. 374.

H. Winter (K), Über gelbes und rotes Arsentrisulfid. Ein Beitrag zur Kenntnis der Kolloide. Anorg. Chem. Bd. 43, S. 228.

Wolff (P), Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1873, p. 115.

Wyman (T), Proc. of the Boston Society of Nat. History. Tome V. p. 157, 1856.

Zeller (T), Meteorolog. Ztschr. p. 274, 1894.

# Über den Durchbruch der Seitenwurzeln.

Von **Dr. Friedrich Lenz,**
Assistent am Königlichen Botanischen Institut in Münster i. W.

## Einleitung.

Die Untersuchungen, über die im folgenden berichtet werden soll, gingen von der Frage aus, auf welchem Wege die bekanntlich endogen, d. h. im Innern der Hauptwurzel, entstehende Seitenwurzel das Rindengewebe des Mutterorgans durchdringt. Aus der Literatur über diese Frage sieht man, daß allmählich ein Umschwung in der Auffassung vom Wachstum der Seitenwurzel eingetreten ist.

Als Reinke[1]) 1871 sich in eingehender Weise mit der endogenen Entstehung der Wurzeln beschäftigte, sprach er die Ansicht aus, das Vordringen der Seitenwurzel geschähe durch Auflösung der im Wege liegenden Zellen des Rindengewebes. Diese Auffassung war die naheliegendste und natürlichste.

Auch Vonhöne[2]) vertrat später dieselbe Ansicht, daß nämlich die junge Seitenwurzel eine Substanz absondere, die auf das Rindengewebe der Hauptwurzel auflösend wirke, genau so, wie es das Enzym tut, welches der keimende Embryo im Samen abscheidet, um das Endosperm zu lösen.

Mit dem gleichen Gegenstande beschäftigten sich van Tieghem und Douliot[3]) in einer umfangreichen Arbeit, die im Jahre 1888 erschien. Auf Grund von sehr ausgedehnten anatomischen Untersuchungen über die Entstehung der Seitenwurzeln kamen diese Forscher ebenfalls zu dem Ergebnis, daß die junge Seitenwurzel sich ihren Weg durch Auflösung des davorliegenden Gewebes mit Hilfe von Enzymen bahne. Als Abscheidungsorgan für diese wurde bei vielen Pflanzen eine „poche digestive" unterschieden, deren Rolle bei den Phanerogamen die meristematische Endodermis spielte. Wie diese Forscher zu ihrem Schluß kamen, geht aus ihrem umfangreichen

[1]) Reinke, Untersuchungen über die Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hanst. bot. Abh. a. d. Geb. d. Morphol. u. Physiol. III, S. 1—38.

[2]) Vonhöne, Über das Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterorgane. Flora 1880.

[3]) Van Tieghem et Douliot, Origine des radicelles des Dicotylédones. Annales des sciences naturelles. 7. Série, Tome 8. 1888.

Werke nicht ganz klar hervor. Ihre Begründung fußt auf der Beobachtung von Korrosionen der Zellwände; auf den Zellinhalt wurde keine Rücksicht genommen, ja, dieser wurde sogar auf chemischem Wege möglichst vollständig entfernt. Es ist klar, daß auf diese Weise nichts über die Gründe der Zerstörung ausgesagt werden konnte; denn solche Zerstörungen von Membranen sind durch mechanische und chemische Kräfte möglich, und manche der dem Werke beigegebenen Abbildungen zeigen auch nicht eine Andeutung von den angeblich korrodierten Zellen.

Im Gegensatz zu den früheren Autoren führten Pfeffer[1]) 1893 seine Experimente über die enorme Kraftentfaltung, die von wachsenden Pflanzenteilen ausgeübt werden kann, zu der Ansicht, daß der Durchbruch der Seitenwurzeln durch das Muttergewebe auf rein mechanischem Wege erfolge.

Peirce[2]), ein Schüler von Pfeffer, fand dann, bei experimenteller Fortführung der Ideen seines Lehrers, daß Keimwurzeln, z. B. von Vicia Faba und Pisum sativum, in die verschiedensten Gewebe hineinwachsen, sobald die Epidermis der letzteren verletzt ist. Eine Korrosion von Stärkekörnern in den Zellen des Wirtsgewebes war nicht zu bemerken. Die Zellen, welche in direktem Kontakt mit der eindringenden Keimwurzel lagen, teilten sich vielmehr und differenzierten sich zu Kork. Von Enzymwirkung oder sonstigen chemischen Auflösungsprozessen war bei Peirces Versuchen also nichts zu spüren; das Eindringen der Keimwurzeln erfolgte auf rein mechanischem Wege.

Als letzte Veröffentlichung erschien schließlich eine Arbeit von Pond[3]), die mir erst zu Händen kam, als meine Untersuchungen bereits im Gange waren. Da die Gesichtspunkte, von denen Pond ausgeht, große Ähnlichkeit mit den meinen besitzen, möchte ich auf seine Arbeit hier etwas näher eingehen.

Pond untersuchte zunächst an Schnitten durch Vicia Faba die der jungen Seitenwurzel benachbarten Rindenzellen auf Veränderungen ihres Inhalts, speziell der Stärke, hin. Seine Resultate waren negativ. Bei Vicia Faba war Stärke auch noch in den an die junge Seitenwurzel angrenzenden Zellen vorhanden, und er konnte keinen Unterschied zwischen dieser Stärke und derjenigen aus anderen Teilen der Rinde feststellen. Selbst in zerquetschten Zellen, in denen das Proto-

---

[1]) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandl. d. mathem.-physik. Klasse d. Kgl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 20, Nr. 3. 1893.

[2]) Peirce, Das Eindringen von Wurzeln in lebende Gewebe. Bot. Zeitung 52. 1894.

[3]) Pond, Emergence of lateral roots. Botanical Gazette XLVI. 1908.

plasma zerstört war, fand er die Stärke noch völlig intakt vor. Er sieht hierin einen Beweis dafür, daß stärkelösende Enzyme nicht tätig sind, dagegen nimmt er an, daß der Zellsaft der durch Druck zerstörten Rindenzellen sowohl vom noch intakten benachbarten Rindengewebe als auch von der neuen Seitenwurzel aufgesogen wird.

Hat die junge Seitenwurzel reichlich die Hälfte ihrer Bahn durchwachsen, so zerreißt die Rinde vor der Wurzelanlage, und die vor derselben liegenden Zellen werden einfach zur Seite gedrängt.

In Übereinstimmung mit diesen seinen Versuchen stehen die folgenden. Pond versuchte, Keimwurzeln derselben Spezies (Vicia, Lupinus und Phaseolus) ineinander wachsen zu lassen, nachdem sie mit Hilfe eines Gipsverbandes senkrecht aufeinander befestigt waren. Die Versuche mißlangen stets, wenn die Epidermis der zu durchdringenden Wurzel unverletzt war. Wurde sie aber an der Berührungsstelle mit der anderen Wurzel verletzt, so konnte diese eindringen und wuchs dann im Rindengewebe unter Meidung des Zentralzylinders weiter. Auch dann fand Pond keine korrodierten Zellen. In gleicher Weise konnten Wurzeln von einer Querschnittsfläche eines älteren Hypokotyls aus bei entsprechender Versuchsanordnung in dasselbe eindringen; von einer Auflösung der Zellen oder des Zellinhaltes war auch hier nichts zu beobachten. Die Zerstörungen des Gewebes waren genau dieselben, wie sie ein der Wurzelspitze konformer Glasstab hervorbrachte, der durch ein Gewicht langsam ins Hypokotyl getrieben wurde. Das Mikroskop zeigte in beiden Fällen die gleichen Zerstörungen des Gewebes. — Aus sämtlichen Versuchen zieht Pond den allgemeinen Schluß, daß die Seitenwurzeln von Vicia Faba und Lupinus albus auf mechanischem Wege durch das Rindengewebe wachsen und keinerlei lösende Tätigkeit auf das sie umgebende Gewebe ausüben.

Meine eigenen Versuche, die sich in ähnlicher Richtung, wie die von Pond, bewegen, führten mich zu den gleichen Resultaten. Sie dürften indessen eine gewisse Ergänzung und Erweiterung bieten; denn solche Erweiterungen sind bei genauerer Betrachtung der Arbeit von Pond in verschiedener Hinsicht wünschenswert. Die meisten seiner Versuche wurden mit Hauptwurzeln angestellt, wie es auch seine beiden Zeichnungen zeigen. Daß auch mit Seitenwurzeln gearbeitet wurde, wird nur gelegentlich erwähnt; da aber keine besondere Versuchsanordnung gegeben wird, handelte es sich offenbar um Seitenwurzeln, die schon etwas älter und aus der Hauptwurzel hervorgebrochen waren.

Nun liegt aber die Annahme nahe, daß die Seitenwurzeln in ihren ersten Entwickelungsstadien möglicherweise Enzyme abscheiden, solange sie nämlich das Rindengewebe durchbrechen müssen, daß sie aber in späteren Stadien, nachdem sie die Hauptwurzel verlassen haben, diese Fähigkeit der Enzymabsonderung als für sie wertlos ein-

gebüßt haben, weil sie ja normalerweise ebenso wie die Hauptwurzeln, mit denen, wie schon gesagt, Pond hauptsächlich seine Eingipsversuche machte, nie mehr dazu kommen, lebendes Gewebe zu durchwachsen.

Dieser Umstand bietet der Kritik eine gewisse Handhabe.

Wenngleich zuzugeben ist, daß auf Grund von Ponds anatomischen Untersuchungen es wahrscheinlich ist, daß Haupt- und Seitenwurzeln in diesem Falle dasselbe Verhalten zeigen, so ist dieses doch von vornherein nicht unbedingt nötig, wie z. B. aus dem verschiedenen Verhalten der Haupt- und Seitenwurzeln gegenüber der Schwerkraft hervorgeht. Die Versuche Ponds, Wurzeln ineinander wachsen zu lassen, bieten somit keinen exakten Beweis.

Einzig und allein auf Grund seiner ersten anatomischen Untersuchung über den Durchbruch der Seitenwurzel durch das Rindengewebe kann Pond einwandsfrei behaupten, daß keine Enzyme im Spiele sind.

Auch noch einen zweiten Einwand kann man gegen Ponds Versuche mit Hauptwurzeln machen, der auch für die nicht näher beschriebenen Versuche mit Seitenwurzeln gilt. Läßt man nämlich nach seinen Methoden Keimlinge in ältere Gewebe hineinwachsen, was auch schon Peirce[1]) in ähnlicher Weise tat, so ist es nie absolut ausgeschlossen, daß Bakterien mit in die Wunde geraten und z. B. durch eine Lockerung der Mittellamellen, die auf einer Gärwirkung beruht, der ins Gewebe wachsenden Wurzel den Weg vorbereiten. In den allermeisten Fällen wird man auch eine Braunfärbung der an die eindringende Wurzel grenzenden Gewebselemente bemerken können. Wenn auch nach den mikrochemischen Funden von Peirce[2]) ein Angriff von Bakterien unwahrscheinlich ist, so wäre es doch für das Experiment wichtig, daß der Durchbrechungsvorgang sich in derselben aseptischen Weise vollzieht, wie er auch in der Natur vor sich geht. — Es sind dieses zwei Punkte, die ich bei meinen Untersuchungen besonders zu berücksichtigen versuchte.

## Das Wachstum der Seitenwurzeln im Gipsverbande.

Die von mir angestellten Versuche gingen von folgender Überlegung aus. Da die Strecke, welche die Seitenwurzel normalerweise im Rindengewebe der Hauptwurzel durchwächst, nur klein, und die Beobachtung daher außerordentlich erschwert ist, andererseits aber, wenn Seitenwurzeln in fremde Gewebe hineinzuwachsen gezwungen werden, bakterielle Mitwirkungen nicht auszuschließen sind, stellte ich

---

[1]) l. c. S. 3. [2]) l. c. S. 3.

mir die Aufgabe, die Seitenwurzeln so zu beeinflussen, daß sie, ohne erst nach außen durchzubrechen, auf längere Strecken im Rindengewebe der eigenen Hauptwurzel weiterwachsen.

Um dieses zu ermöglichen, bot eine Beobachtung Nordhausens[1]) eine Handhabe, die auf Seite 579 seiner Arbeit beschrieben wird. Wenn nämlich Keimwurzeln im Gipsverbande gehalten werden, so erweist sich ihr Wachstum als sehr verschieden, und Nordhausen sagt darüber folgendes: „Während z. B. bei Faba und Pisum das Wachstum der Seitenwurzelanlagen sehr bald sistiert wird, wachsen nach meinen Erfahrungen an Lupinus nach längerer Versuchsdauer die älteren von ihnen nicht selten mehr oder minder weiter, indem sie unter scharfer Biegung nach abwärts sich zwischen Rinde und Gips oder häufiger durch die Rinde selbst einen Weg bahnen, wobei Längen bis zu 1 und selbst 2 mm erreicht werden können."

Wenn es also auf diese Weise gelang, die Seitenwurzeln auf längere Strecken als bei normaler Entwickelung im Rindengewebe wachsen zu lassen, so konnte auf diesem Wege vielleicht einiges Licht auf die Frage nach der mechanischen oder chemischen Zerstörung des Rindengewebes geworfen werden, und die Versuche wären frei von den Einwänden, die gegen diejenigen von Pond gemacht werden konnten.

Als Versuchsmaterial dienten für die im folgenden beschriebenen Versuche Keimlinge von Lupinus albus, Zea Mays, Vicia Faba und Pisum sativum. Die einzelnen Pflanzen mögen der Reihe nach besprochen werden.

Ich begann zunächst mit einigen Vorversuchen, um mich über das Verhalten der Seitenwurzeln zu orientieren. Vollständige Keimwurzeln von Lupinus albus (5—7 cm lang) wurden mit einem Glasstreifen eingegipst, wie es Nordhausen[2]) schildert. Das Hypokotyl wurde teilweise mit eingeschlossen. Der Glasstreifen diente dazu, um den Verband nach Beendigung des Versuches ohne Verletzung der Wurzel entfernen zu können. Es wurde nämlich bis auf die Kanten des Glasstreifens der Gips mit einem Messer weggeschnitten, worauf der Verband leicht in zwei Hälften zerfiel, in deren einer oberflächlich die Wurzel sich befand. Mit einem kleinen Messer wurde dann seitlich von der Wurzel so viel Gips vorsichtig weggebröckelt, bis dieselbe ganz frei dalag und unbeschädigt entfernt werden konnte. Nach 5—8 Tagen wurde der Verband auf diese Weise gelöst, und die Wurzel in Längs- und Querschnitten mikroskopisch untersucht.

---

[1]) Nordhausen, Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer u. innerer Faktoren. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLIV, 4. 1907.

[2]) l. c. S. 8.

Es bestätigten sich die Angaben Nordhausens; die Seitenwurzeln waren um einige Millimeter in der Rinde weitergewachsen.

Bei dieser Art des Versuches stellte es sich aber als ein Übelstand heraus, daß die Seitenwurzeln, wenn sie in größerer Zahl angelegt waren, das Rindengewebe so durchsetzten, daß dasselbe völlig zerrissen wurde. Dies lag zum größten Teil daran, daß die Rinde eine verhältnismäßig zu geringe Dicke gegenüber der der Seitenwurzel besaß. Diesem Übelstande suchte ich auf andere Weise zu begegnen, indem ich das Dickenwachstum der Wurzel vor dem Eingipsen künstlich zu steigern suchte. Dies war möglich[1]) durch Dekapitation der Wurzelspitzen um die jeweilige Zuwachszone, und es wurden in dieser Hinsicht Versuche unternommen.

Bei eingehender Beobachtung dieses eigenartigen Dickenwachstums der Wurzel fand es sich, daß Rinde und Zentralzylinder sich in ganz ungleicher Weise daran beteiligten. Es schien mir daher wünschenswert, diese Verhältnisse etwas näher in einem besonderen Abschnitt zu behandeln und mit den Wachstumsverhältnissen der normalen Wurzel zu vergleichen. — Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei noch bemerkt, daß es sich nur um das Dickenwachstum im primären Zustande handelte.

## Über das Dickenwachstum des Zentralzylinders und des Rindenkörpers bei normalen, dekapitierten und eingegipsten Wurzeln.

5—7 cm lange Lupinenkeimwurzeln, vom Wurzelhals ab gerechnet, wurden um etwa 1 cm, also entsprechend der Länge der Zuwachszone, dekapitiert und in Erde wieder ausgepflanzt. Nach 2—3 Tagen, je nach den Wärmeverhältnissen des Versuchsraumes, fanden sie sich stark verdickt, und wenn man sie gegen das Licht hielt, waren die ersten Seitenwurzelanlagen am Wurzelhalse als helle Pünktchen in akropetaler Reihenfolge im Rindengewebe der Hauptwurzel sichtbar. Diese Anlagen erschienen reichlicher als unter normalen Verhältnissen. — Außer diesen soeben erwähnten, normal in zwei Reihen angeordneten Seitenwurzeln wurden am Wurzelhalse alternierend mit den anderen Wurzeln ebenfalls solche (nach Nordhausen[2]) „Extrawurzeln" genannt) angelegt, die bei normalem Wachstum erst spät und meistens nur vereinzelt hervorbrechen.

Für mich handelte es sich zunächst um die Frage, in wie weit unter normalen Verhältnissen die in Betracht kommenden Gewebe am Dickenwachstum beteiligt sind. Zu diesem Zwecke wurde an Querschnittspräparaten aus verschiedener Höhe von nicht dekapitierten

[1]) l. c. S. 8, S. 578. [2]) l. c. S. 8, S. 562, Anm. 1.

Wurzeln (5—7 cm lang) das Verhältnis des Flächeninhalts des Rindengewebes zu dem des Zentralzylinders festgestellt. Von demselben Pflanzenmaterial, das also unter denselben Bedingungen gewachsen war, wurde sodann die eine Hälfte dekapitiert und in die Erde ausgepflanzt, die andere Hälfte ohne Dekapitation wieder in Erde gebracht. Nachdem innerhalb von 3 Tagen sich bei den dekapitierten Wurzeln eine starke Verdickung eingestellt hatte, wurden bei diesen und bei gleichalterigen nicht dekapitierten Kontrollwurzeln die Verhältniszahlen der Querschnittsflächen vom Rindengewebe und Zentralzylinder in gleicher Weise ausgerechnet. Schließlich wurde noch eine besondere Versuchsserie von 8 Tage lang eingegipsten Wurzeln untersucht, von denen die einen 3 Tage lang dekapitiert, die anderen gleich alt, aber nicht dekapitiert waren.

Was die Methode der Berechnung anbetrifft, so ist dabei Rücksicht darauf zu nehmen, daß das Querschnittsbild einer Lupinenkeimwurzel annähernd eine Ellipse darstellt; auch der Zentralzylinder hat angenähert elliptischen Querschnitt. Dies ist vor allem der Grund dafür, daß ich nicht die Durchmesser oder Radien, was ja bei kreisförmigem Querschnitt der Wurzel das einfachste gewesen wäre, mit einander vergleiche, sondern die Flächen selbst. Wenn A und B die großen und kleinen Halbmesser der Rindenellipse und a und b diejenigen des Zentralzylinders bedeuten, so ist die Fläche des Zentralzylinders $a \cdot b \cdot \pi$, die des Rindenquerschnitts $A \cdot B \cdot \pi - a \cdot b \cdot \pi$; das gesuchte Flächenverhältnis Q beträgt also:

$$\frac{A \cdot B \cdot \pi - a \cdot b \cdot \pi}{a \cdot b \cdot \pi} \text{ oder}$$

$$Q = \frac{A \cdot B}{a \cdot b} - 1$$

Mit Hilfe des Okularmikrometers lassen sich die für die Berechnung von Q nötigen Werte A, B, a und b leicht und zuverlässig an nicht zu dünnen Querschnitten ablesen. Es wurde natürlich frisches Material benutzt. Weil damit gerechnet werden mußte, daß die Werte von Q an verschiedenen Stellen derselben Wurzel verschieden sein konnten, wurden die Schnitte in bestimmten Abständen von einander gemacht. In den folgenden Tabellen gebe ich für jedes Versuchsmaterial eine aus der großen Zahl von Einzeltabellen beliebig herausgegriffene. Die andern waren ähnlich und ergaben dieselben Durchschnittswerte.

Es wurde zunächst das Ausgangsmaterial untersucht, Wurzeln von 5—7 cm Länge. Von der Wurzelspitze angefangen, wurden in gleichen Abständen Querschnitte entnommen bis zu einer Höhe von 4 cm [1]), und

---

[1]) Der obere Rest ist nicht brauchbar, weil dort die Wurzel mit Hilfe des Wurzelhalses allmählich ins Hypokotyl übergeht.

die gefundenen Werte zu Tabellen zusammengestellt. Eine derselben ist Tabelle I.

**Tabelle I.**[1])

| Entfernung von der Wurzelspitze | A = | B = | a = | b = | Q = |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 cm | 33,5 | 31,5 | 13 | 9 | 8,0 |
| 2 „ | 36 | 36 | 14 | 10 | 8,0 |
| 3 „ | 41 | 38 | 15 | 11,5 | 8,0 |
| 3,5 „ | 47,5 | 43,2 | 17,5 | 13 | 8,0 |
| 4 „ | 52 | 50 | 19 | 15 | 8,1 |

Im Mittel $Q_I = 8{,}0$.

Hieraus geht also hervor, daß der Flächeninhalt der Rindenschicht bei 5—7 cm langen Keimwurzeln von Lupinus albus ziemlich unabhängig von der Lage der Schnittzone 8 mal größer als der des zugehörigen Zentralzylinders ist. Dabei können die absoluten Durchmesserwerte ziemlich schwanken, wie es der allmählichen Dickenzunahme der Wurzel nach dem Hypokotyl zu entspricht. Zum Beispiel bewegt sich in diesem Falle der größte Durchmesser der Hauptwurzel, in Millimetern ausgedrückt, zwischen 0,58 und 0,90, der größte Durchmesser des Zentralzylinders zwischen 0,23 und 0,34.

Die zweite Messung derselben Serie wurde mit dekapitierten, 3 Tage älteren Wurzeln ausgeführt. Die Verkürzung erfolgte um 1 cm, und der Stumpf besaß eine Länge von ca. 5 cm. Eine der gefundenen Tabellen ist die folgende.

**Tabelle II.**

| Entfernung von der Dekapitationsstelle | A = | B = | a = | b = | Q = |
|---|---|---|---|---|---|
| Schnitt 1) 1 cm | 52 | 38 | 16,5 | 10 | 11,0 |
| „ 2) 2 „ | 55 | 38 | 15,5 | 11 | 11,2 |
| „ 3) 3 „ | 60 | 44,5 | 20 | 11 | 11,1 |
| „ 4) 3,5 „ | 65 | 47 | 21 | 12 | 11,1 |
| „ 5) 4 „ | 68 | 51 | 22 | 13 | 11,1 |

Im Mittel $Q_{II} = 11{,}1$.

Da dieses Material infolge seines höheren Alters mit dem in Tabelle I zusammengestellten Ausgangsmaterial nicht direkt verglichen werden konnte, so war es nötig, eine dritte Messung vorzunehmen an einem Material, welches mit dem für Tabelle II gebrauchten gleichalterig, aber nicht dekapitiert und daher länger geworden war.

[1]) Die Zahlen bedeuten Mikrometerteilstriche. 1 Skalenteil = 17,25 $\mu$.

Die Schwierigkeit, die Lage der einzelnen Schnitte zum Zwecke des Vergleiches mit der Tabelle II zu identifizieren, wurde dadurch umgangen, daß von der Wurzelbasis ausgehend die Schnitte 1) aus 4 cm Entfernung von ihr entnommen wurden, die Schnitte 2) aus 3 cm Entfernung u. s. f., so daß in Tabelle II und III die Schnitte gleicher Bezeichnung gleichen Höhen der Wurzeln entsprechen (siehe auch Skizze).

Skizzen zu

Tab. I. Tab. II. Tab. III.

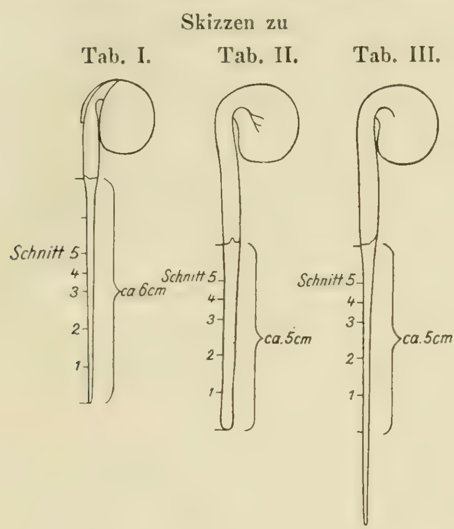



Fig. 1.

**Tabelle III.**

| Schnitt-nummer | A = | B = | a = | b = | Q = |
|---|---|---|---|---|---|
| 1) | 50 | 46 | 24 | 15 | 5,4 |
| 2) | 52 | 45 | 24 | 15 | 5,5 |
| 3) | 56 | 48 | 26 | 16 | 5,5 |
| 4) | 60 | 50 | 28 | 15,5 | 5,5 |
| 5) | 64 | 51 | 30 | 17 | 5,4 |

Im Mittel $Q_{III} = 5,5$.

Vergleichen wir nunmehr die in den vorstehenden Tabellen niedergelegten Werte, so zeigt sich, daß die Werte des größten Durchmessers (A) in Tabelle II am größten sind, entsprechend der augenfälligen Dickenzunahme nach der Dekapitation. So beobachtete ich z. B. bei einer direkten Messung an einer dekapitierten Wurzel eine Dickenzunahme von 20%. Die Werte für A und B in den Tabellen II und III weisen nicht sehr große Unterschiede auf, anders liegen aber die Verhältnisse für den Zentralzylinder. Für diesen findet sich das Maximum seines Querschnitts nicht in Tabelle II, sondern in

Tabelle III. Und zwar stellt es sich heraus, daß seine beiden Durchmesser a und b in der Tabelle II sich nur unwesentlich von denen der Tabelle I unterscheiden. Die Dekapitation hat also lähmend auf das Wachstum des Zentralzylinders eingewirkt, und der Umstand, daß der größte Durchmesser der dekapitierten Wurzel nach drei Tagen doch noch größer ist als derjenige einer gleich alten, nicht dekapitierten Wurzel (natürlich gleichliegende Stellen vorausgesetzt), kommt nur durch das abnorme Dickenwachstum des Rindengewebes zustande. Jetzt sind wir auch in der Lage, den Wechsel in den Flächenverhältnissen zu verstehen. In den drei Tagen zwischen Versuch I und den gleichalterigen Versuchen II und III war in normalem Zustande ein Dickenwachstum des Zentralzylinders eingetreten, welches dasjenige des Rindenkörpers überholte, so daß das bei Versuch I gefundene Verhältnis der Flächen von Rindengewebe zu Zentralzylinder nicht mehr 8 : 1, sondern nur noch 5,5 : 1 betrug. Bei den gleich alten dekapitierten Wurzeln (Versuch II) nahm dagegen die Rinde den 11,1 fachen Raum des Zentralzylinders ein, dessen Zuwachs in den 3 Tagen nur ganz minimal geblieben war. Die Rinde ist also im Wachstum selbständiger als der Zentralzylinder, dessen Wachstum stark durch Dekapitation beeinflußt wird.

Das Längenwachstum der dekapitierten Wurzeln war natürlich vollständig während der drei Versuchstage sistiert. — Nicht unerwähnt bleibe, daß das Hypokotyl sich in dieser Hinsicht anders verhält. Es streckte sich bedeutend mehr als bei normalen Wurzeln, wohl eine Folge der reichlicheren Nahrungszufuhr.

Anschließend an die vorstehenden Beobachtungen war es für mich weiterhin von Interesse, das Verhalten der Wurzeln im Gipsverbande zu verfolgen und einen eventuellen Wechsel der Flächenverhältnisse unter diesen Umständen festzustellen.

Um den Zusammenhang mit den Versuchen II und III zu wahren, wurden Wurzeln, die den Bedingungen der früheren Versuche entsprachen, eingegipst, ausgepflanzt und nach acht Tagen untersucht, eine Zeitdauer, die der von mir späterhin angewandten entsprach. Es erübrigt sich wohl, auch hier Tabellen zu geben.

Bei den nicht dekapitierten Wurzeln, die vor dem Eingipsen für Q den Wert 5,5 : 1 aufgewiesen, hatte sich dieser in 4,1 : 1 geändert, also um 25% vermindert. Ähnlich war bei den dekapitierten Wurzeln, die vorher den Wert von Q = 11,1 : 1 zeigten, dieses Verhältnis auf 5,8 : 1 zurückgegangen, also um 48%. Der Zentralzylinder war also in beiden Fällen, natürlich auf Kosten des Rindengewebes, da der äußere Durchmesser der Wurzeln im Gipsverbande konstant bleiben mußte, in die Dicke gewachsen. Zerquetschen oder Auflösung von Zellen des Rindengewebes war ausgeschlossen, das Gewebe war voll-

kommen normal geblieben, nur die Interzellularen waren kleiner, was auch schon Prein[1]) näher untersucht hat. Nach Pond[2]) weist der Zentralzylinder einen höheren Turgor auf als das umgebende Rindengewebe. Die Kompression der Rinde erfolgt also auf rein mechanischem Wege. — Die erwähnten Flächenverhältnisse bleiben auch bei einer längeren Versuchsdauer als acht Tagen annähernd konstant.

Für unsere praktischen Zwecke liegen die Verhältnisse folgendermaßen. Die Methode, die Wurzeln zu dekapitieren und erst nach erfolgtem Dickenwachstum einzugipsen, hat nach vorstehendem zweierlei Vorteile. Erstens ist nach Beendigung des Versuchs die Fläche des Rindenquerschnitts im Verhältnis zum Zentralzylinder größer geworden (5,8 : 1 mit Dekapitation gegen 4,1 : 1 ohne Dekapitation), und zweitens sind auch außer den Verhältniszahlen die absoluten Flächen- und natürlich auch Raummaße des Rindengewebes infolge der Dekapitation gestiegen; die Seitenwurzeln finden viel mehr Rindengewebe auf ihrem Wege vor, als wenn sie normal gewachsen wären.

Nunmehr wurde zur endgültigen Versuchsanordnung geschritten. Die einzelnen Versuchsobjekte mögen getrennt besprochen werden. Begonnen wurde mit Lupinus albus.

## Versuche mit Lupinus albus.

Ausgesuchte Samen von Lupinus albus wurden 24 Stunden lang in Wasser angequellt und darauf in ziemlich große Pflanzkästen, die mit stets locker gehaltener, fein gesiebter Gartenerde gefüllt waren, ausgepflanzt, so daß die Keimwurzel ohne Krümmung senkrecht nach unten wachsen mußte. — Versuche, die Keimlinge in Sägespänen statt Erde zu ziehen, zeitigten nicht ausreichende Erfolge; die Wurzeln waren oft krumm. — Die Kästen wurden möglichst gleichmäßig feucht und, namentlich in den ersten Tagen, bedeckt gehalten. Nach 3 bis 4 Tagen hatte die Mehrzahl der Keimlinge eine Länge von 5—7 cm erreicht. Diese wurden dann mit scharfem Rasiermesser um die Länge der Zuwachszone dekapitiert und wieder in die Erde zurückgebracht, wobei Krümmungen der Hauptwurzel vermieden wurden. Zur ungestörteren Entwicklung war außerdem die Samenhaut entfernt worden. Gewöhnlich nach drei Tagen war dann die oben besprochene Verdickung des Rindengewebes eingetreten und die durch die Dekapitation im Entstehen begünstigten Seitenwurzelanlagen waren als helle Pünktchen im Rindengewebe zu sehen, am deutlichsten natürlich am Wurzelhalse. Die Keimwurzeln wurden sodann auf die früher beschriebene Weise

---

[1]) Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Bonner Diss. 1908.

[2]) l. c. S. 3.

mit einem Gipsverband versehen, welcher auch noch das Hypokotyl bis zu den Kotyledonen einschloß, und wieder in die Pflanzkästen ausgepflanzt. Nach einer bestimmten Zahl von Tagen, gewöhnlich waren es 8—12, wurden die Gipsverbände gelöst.

An frischen Quer- und Längsschnitten durch die Hauptwurzel zeigte es sich in Bestätigung unserer Vorversuche, daß die Seitenwurzeln, die vor dem Eingipsen nur als Anlagen zu erkennen gewesen waren, sich stark weiterentwickelt hatten. Sie waren in etwas älteren Stadien bis zur Peripherie vorgedrungen oder wuchsen nach einem scharfen Bogen im Rindengewebe weiter. Um nun zu sehen, ob die Zellen, die vor der wachsenden Seitenwurzel lagen und infolge des immerhin doch stark verlangsamten Wachstums einer intensiveren Einwirkung von Seiten der letzteren ausgesetzt gewesen waren, irgendwelche Veränderung in ihrem Aufbau erlitten hatten, wurden an Längsschnitten Kern- und Plasmafärbungen mit Hämalaun, Methylenblau und Boraxkarmin vorgenommen. Aber selbst an dieser Stelle, wo doch etwaige Enzymwirkungen am leichtesten sich hätten zeigen müssen, waren an den Kernen nie Spuren von Auflösung, Formänderung oder Differenzen in der Farbstoffspeicherung sichtbar. Völlig intakte Kerne fanden sich selbst in unmittelbarer Nachbarschaft der Seitenwurzelspitze, selbst in dem Material der zerdrückten Zellen waren die Zellkerne oft noch färbbar, vielleicht sogar noch lebend. — Wanderungen der Kerne nach der Wunde wurden nicht beobachtet.

Die häufigste Wachstumsablenkung der sich im Gipsverbande krümmenden Seitenwurzeln war naturgemäß die nach unten. Dies ist leicht zu erklären durch die der Hauptsache nach nur schwach konische Form der Hauptwurzel, und da die Seitenwurzeln einen, wenn auch manchmal nicht viel, unter 90° bleibenden Eigenwinkel besitzen, so treffen sie auf die Epidermis oder den diese stützenden Gipsverband unter einem spitzen Winkel, und ein Abgleiten nach unten ist gegeben.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn die Hauptwurzel stark konisch ist, wie es für den Wurzelhals zutrifft. Da dort die Seitenwurzeln gelegentlich unter einem stumpfen Winkel auftreffen, so ist es verständlich, daß die daselbst entstehenden Wurzeln innerhalb des Gipsverbandes nach oben hin abgleiten, bzw. abgelenkt werden, zumal hier der Eigenwinkel gewöhnlich ziemlich genau 90° beträgt. Und in der Tat finden sich solche Seitenwurzeln, die, wie gesagt, in den allermeisten Fällen dem Wurzelhalse entstammen; nur ausnahmsweise kann es vorkommen, daß die nach oben gewachsenen Seitenwurzeln einer etwas tieferen Zone, bis zu 2,5 cm Entfernung vom Hypotokyl, entstammen. Diese Fälle waren aber sehr selten.

Für die Erklärung der oben beschriebenen Ablenkung ist übrigens auch das geotropische und autotropische Verhalten der Seitenwurzeln

sehr wichtig. Durch die Dekapitation haben die untersten Seitenwurzelanlagen die Tendenz erhalten, einen spitzeren Grenzwinkel einzunehmen, während die weiter entfernten Seitenwurzeln am Wurzelhalse überhaupt nicht mehr davon berührt werden. Es ist dies ein Moment, wodurch der obengenannte Gegensatz der Ablenkungen noch weiter verschärft wird.

Um die Ablenkung der Seitenwurzeln nach dem Hypokotyl zu womöglich zu fördern, wurde folgender Versuch angestellt. Auf gewöhnliche Weise gezogene, dekapitierte und nach drei Tagen eingegipste Lupinenkeimwurzeln wurden mit den Kotyledonen nach unten, d. h. in inverser Lage, in einen Kasten gepflanzt, der am Boden entsprechend geformte Löcher aufwies, durch welche die Kotyledonen hindurchgesteckt wurden. Dann wurde der Kasten mit Erde vollgefüllt und gut feuchtgehalten. Nach 8—14 Tagen hatte das Hypokotyl der Pflanzen sich stark verlängert und gleichzeitig geotropisch, bzw. heliotropisch, umgebogen, so daß die Kotyledonen wieder nach oben gerichtet waren.

Tatsächlich zeigte sich jetzt, daß eine Ablenkung der Seitenwurzeln nach dem Hypokotyl zu in diesem Falle weit häufiger erfolgte als bei normaler Lage der eingegipsten Wurzeln. Schon bei den letzteren hatte ich die Beobachtung gemacht, daß vereinzelte Seitenwurzeln bis ins Hypokotyl hineingewachsen waren; diese Erscheinung zeigte sich in erhöhtem Maße bei den in umgekehrter Stellung kultivierten Wurzeln: sehr oft fanden sich mehrere Seitenwurzeln im Hypokotyl vor, darunter oft solche, die nicht mehr allein dem Wurzelhalse entstammten. Es bedarf wohl kaum einer besonderen Erwähnung, daß die erhöhte Zahl von Ablenkungen mit dem positiv geotropischen Verhalten der Seitenwurzeln zusammenhängt. Diese Tatsache verdient insofern besondere Beachtung, als sie zeigt, daß eine geotropische Reaktionsfähigkeit auf einer so frühen Entwicklungsstufe der Seitenwurzeln, wo die Ablenkung stattfand, festgestellt werden kann.

Die soeben besprochenen, nach dem Hypokotyl zu abgelenkten Seitenwurzeln konnten, gleichgültig, ob es sich um Pflanzen in normaler oder inverser Lage handelte, bedeutende Längen erreichen. Ich habe sie in extremen Fällen bis zu 5 cm lang werden sehen. Werden sie länger als der eingegipste Teil des Hypokotyls, so wachsen sie meistens doch im Rindengewebe desselben mehr oder weniger dicht unter der Epidermis, oft mit starken, seitlichen Krümmungen, nach den Kotyledonen zu weiter. Die Festigkeit der Hypokotylepidermis gestattet offenbar in den meisten Fällen nicht das Durchdringen der Seitenwurzel, zumal diese ja nie unter einem größeren Winkel auf sie auftrifft. Auch ist wegen der in Richtung der Längsachse der Pflanze

gestreckten Rindenzellen das Vordringen der Seitenwurzel in der Längsrichtung erleichtert.

Gelingt es aber der Seitenwurzelspitze, die Epidermis des Hypokotyls oberhalb des Gipsverbandes zu durchbrechen, so tritt eine scharfe Krümmung nach abwärts ein. Sie wächst dann in der neuen Richtung weiter, meistens aber nur wenige Millimeter, um dann wegen zu geringer Feuchtigkeit der umgebenden Luft zugrunde zu gehen.

Lag die Seitenwurzel direkt unter der Epidermis des Hypokotyls, so traten manchmal an ihren älteren Stellen, d. h. in größerer Entfernung von ihrer Spitze Zerreißungen der Epidermis und der darunter liegenden Rinde auf. Es geschah dieses in Form von Längsrissen, die durch die in der Querrichtung etwas geringere Festigkeit der Epidermis und durch den Druck der in die Dicke wachsenden Seitenwurzel bedingt waren. War ein solcher Längsriß aufgetreten, so bot sich eine ganz charakteristische Erscheinung. Die Seitenwurzel trat dann in einem zunächst flachen Bogen aus der Rinde hervor, während ihre Spitze noch im Rindengewebe stecken blieb. Die Krümmung des flachen Bogens verstärkte sich im späteren Verlaufe, eventuell unter weiterer Auftrennung der Epidermis.

Das bogenförmige Herausspringen der Seitenwurzel ist so zu verstehen, daß in dem Moment des Einreißens die durch den in ihr herrschenden Überdruck etwas in der Längsrichtung gestauchte Seitenwurzel sich gleich einer zusammengedrückten Spiralfeder verlängerte. Hinzu kommt später noch die Tätigkeit der Wachstumszone, welche mit der Wurzelspitze im Rindengewebe stecken blieb. Alles, was in der Wachstumszone zuwächst, schiebt sich nach hinten aus dem Riß hinaus. Die Wurzelspitze bleibt beständig an derselben Stelle des Rindengewebes, da die feste Führung der Seitenwurzel verloren gegangen ist. Der Zuwachs fördert lediglich die Größe des Bogens.

Daß die Seitenwurzel im Rindengewebe der Hauptwurzel gleitet, mögen folgende Beobachtungen erläutern, die zugleich zeigen, daß der Turgor der Seitenwurzel größer ist als der des sie umgebenden Gewebes. Schneidet man eine lebende Hauptwurzel oder ein hypokotyles Glied, in dessen Rindengewebe eine Seitenwurzel nach unten oder nach oben unter dem Einfluß des Gipsverbandes gewachsen ist, unter der Seitenwurzelspitze quer durch, so schnellt die im Rindengewebe steckende Spitze heraus, vom eigenen Turgor und dem des vor der Spitze komprimierten Rindengewebes getrieben. Ebenso quellen bei Schnitten, die gerade über der Seitenwurzelspitze gemacht sind, die Wurzelhaubenzellen, durch den Turgor beider Gewebe getrieben, leicht hervor.

In der Hauptsache wuchsen jedoch die Seitenwurzeln, wie schon früher gesagt, im normalen Gipsverbande nach unten weiter und erreichten dann nicht mehr solche enorme Längen wie die ins Hypokotyl

gewachsenen; ihre Maximallänge, die aber oft erreicht wurde, betrug 8 mm. Auf Längsschnitten zeigte es sich, daß sie meistens dicht unter der Hauptwurzelepidermis nach einem scharfen Bogen mit mehr oder minder starken seitlichen Krümmungen nach unten weitergewachsen waren (Fig. 2). Sind sie auf ältere Anlagen gestoßen, so haben sie sich seitlich gekrümmt und sind an der inneren Peripherie der Rinde entlang gewachsen. Gerieten sie in die Nähe des Zentralzylinders, so vermochten sie niemals die Endodermis desselben zu durchdringen, auch wenn ihre Wachstumsrichtung infolge von Ablenkung durch andere Wurzeln gerade auf diese zu gerichtet war. Vielmehr ging der Riß stets zwischen Zentralzylinder und Rindengewebe weiter, und die Seitenwurzel wuchs um den Zentralzylinder herum, wie es auch Pond[1]) auf Grund seiner Versuche fand, oder oben am Zentralzylinder entlang, plattete sich aber dabei entsprechend der äußeren Form desselben stark ab. Letzterer ist, wie bekannt, nur schwach mit dem Rindenkörper verbunden, und bei Verletzungen oder Quetschungen löst sich leicht die Rinde ab.

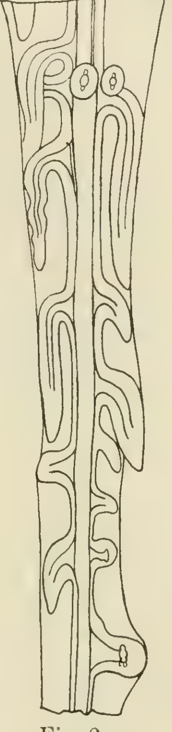


Fig. 2.
Lupinus albus.
Dekapitierte Keimwurzel nach 3 Tg. eingegipst, nach 8 Tg. Verband gelöst. Längsschnitt.
Vergr. 6 : 1.

Die Berührung der im Gipsverbande auf längere Strecken ausgewachsenen Seitenwurzel mit dem umgebenden Rindengewebe war stets sehr eng, alle Winkel und kleinen Ausbuchtungen fanden sich mit zusammengepreßtem Detritus der zerstörten Zellen erfüllt. War an irgend einer Stelle der Widerstand des Rindengewebes schwächer gewesen, so daß mehrere Zellen gleichzeitig zerdrückt worden waren, so hatte sich die Seitenwurzel dieser Unebenheit angepaßt, was manchmal unregelmäßige Konturen der Seitenwurzel im Querschnitt zur Folge hatte. Darauf ist offenbar auch zurückzuführen, daß die Seitenwurzeln häufig linsenförmigen Querschnitt zeigten; die Wurzeln drangen nämlich in vor ihrer Schmalseite entstehende, durch ihr Dickenwachstum hervorgerufene Risse des Rindengewebes hinein.

Erwähnt sei noch, daß die Dicke der Seitenwurzeln innerhalb des Gipsverbandes natürlich geringer als außerhalb desselben war. Übrigens bleibt auch in normalen Verhältnissen die Dicke der Seiten-

[1]) l. c. S. 3.

wurzel in der Rinde hinter derjenigen außerhalb derselben zurück und markiert sich als Absatz.

Die Rindenzellen, welche die Seitenwurzel seitlich umgaben, fanden sich ebensowenig wie die vor der Wurzelspitze liegenden Zellen anatomisch verändert. Der Zellinhalt war, wie besonders schön auch an Querschnitten durch ein Seitenwurzeln enthaltendes Hypokotyl zu sehen war, stets normal; von Enzymwirkung war nichts sichtbar. Traumatotropische Wanderungen der Kerne auf die Seitenwurzel zu wurden auch hier nicht beobachtet.

Die Zellwände der Hauptwurzelrindenzellen, welche senkrecht zur Peripherie der Seitenwurzel standen, zeigten manchmal Faltungen, und die Interzellularen waren stets in der Nähe der Seitenwurzel nur klein, während sie naturgemäß im Gipsverbande zwar kleiner als bei normalem Wachstum sind, aber immerhin doch noch einige Größe besitzen. — Der Zentralzylinder hat ja im Verbande auf Kosten des Rindengewebes an Dicke zugenommen und dabei naturgemäß zuerst die Interzellularen durch Druck verkleinert. — Mit zunehmender Entfernung von der Seitenwurzel wächst auch die Größe der Interzellularen wieder.

In der Nachbarschaft der im Rindengewebe wachsenden Seitenwurzel machte ich auf Querschnitten in einer Reihe von Fällen einige Beobachtungen, die offenbar auf sekundäre Längs- und Querzellteilung des Hauptwurzelrindengewebes zurückzuführen sind. Es fanden sich dann 2—4 Zellreihen, die aus langgestreckten, rechteckigen oder rhombischen Zellen bestanden, von bedeutend geringerer Größe als die normalen Rindenzellen und mit sehr kleinen oder gar keinen Interzellularen. Oft grenzten diese Zellreihen direkt an die Seitenwurzel, manchmal fanden sie sich dagegen erst in einem gewissen Abstand von ihr. Diese Zellteilungen sind wahrscheinlich durch Zug- und Druckanomalien ausgelöst worden. Kny[1]) sagt darüber: „Die Spannungen entwickelungsfähiger Pflanzenteile, welche auf die einzelne Zelle als Zug und Druck wirken, sind wesentlich mitbestimmend für die Richtung des überwiegenden Wachstums der Zellen und für die Orientierung ihrer Teilungswände." — „Bei Zellteilungen suchen sich die Scheidewände in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges zu stellen." Das Vorkommen der Zellteilungen im Gipsverband ist mindestens bemerkenswert; ich habe sie aber auch im Hypokotyl gefunden.

Äußerst selten wurden im Gipsverbande größere Zerreißungen des Rindengewebes der Hauptwurzel durch die wachsende Seitenwurzel

---

[1]) Kny, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände usw., S. 96. Pringsheims Jahrb., Bd.. 37. 1901.

beobachtet. Die Regel war vollkommener Anschluß an das Rindengewebe. Traten diese Zerreißungen aber auf, so erfolgten sie regelmäßig vor der Endodermis, und das Rindengewebe wurde vom Zentralzylinder durch die sich einkeilende Seitenwurzel abgehoben. Im Anschluß daran erfolgte regelmäßig Wundwucherung, auch ein Zeichen dafür, daß Enzyme nicht das Gewebe beeinflussen konnten; denn sonst wäre doch wohl das Wachstum sistiert worden. Waren diese Stellen schon älter, so war Braunfärbung des Gewebes eingetreten. Wahrscheinlich handelte es sich um Zutritt von Sauerstoff der Luft durch defekte Stellen der Epidermis.

Verwachsungen der Seitenwurzeln mit dem Rindengewebe der Hauptwurzel wie auch des Hypokotyls erfolgten nie, obgleich dazu durch die lange Dauer des Verbandes und die Länge, die die Seitenwurzeln im Verbande erreichten, die beste Gelegenheit gegeben war. Dies gilt nicht nur für die Spitze, wie schon früher erwähnt[1]), sondern auch die älteren Partien der Seitenwurzel lassen nie Verwachsungen mit dem Rindengewebe der Hauptwurzel erkennen.

Zwar gibt Vonhöne[2]) über Beiwurzeln an, daß „infolge des Dickenwachstums eine Verwachsung des Wurzelkörpers mit dem anliegenden Gewebe des Mutterorganes einträte, wenn letzteres noch bildungsfähig ist". Für unseren Fall kann ich aber den stets gefundenen guten Anschluß des Rindengewebes der Seitenwurzel an das der Hauptwurzel mit Ausnahme der Ansatzstelle am Zentralzylinder nur als einen durch Druck und Verkittung durch Detritus der zerstörten Zellen sowie der Reste der Wurzelhaube entstandenen ansprechen. Aus Querschnitten fallen nämlich, weil der Druck dann aufgehoben ist, die getroffenen Seitenwurzeln oft heraus, verwachsen konnten sie somit nicht sein.

Miteinander können dagegen, wie ich fand, Seitenwurzeln auch im Rindengewebe der Hauptwurzel wohl verwachsen. Namentlich in etwas älteren Verbänden, in denen die Hauptwurzeln nach allen Richtungen hin von Seitenwurzeln durchsetzt sind, kann man erwarten, solche Verwachsungen anzutreffen. Die Seitenwurzeln platten sich dabei an der Verwachsungsstelle sehr stark ab und verlaufen von da ab parallel zu einander, trennen sich also nicht wieder. Auch mechanisch sind sie nur schwer von einander zu trennen. Von anderer Seite[3]) werden zwar derartige Verwachsungen von Seitenwurzeln, die auch bei normaler Kultur sich manchmal außerhalb der Hauptwurzeln zeigen, für bloße Verkittungen angesehen, aber hier scheint es sich doch um

---

[1]) Siehe S. 248. [2]) l. c. S. 1.

[3]) Figdor, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche. Sitzungsber. d. Akad. Wien, 100: 1891.

echte Verwachsungen zu handeln. Ein abschließendes Urteil vermag ich nicht abzugeben, da ich die Vorgänge bei der Verwachsung im einzelnen nicht weiter verfolgt habe.

Wurzelhaare fehlten stets bei den im Rindengewebe gewachsenen Seitenwurzeln, wie auch schon Peirce[1]) angibt, daß bei Hauptwurzeln, die zwangsweise in Kartoffelstücke hineinwuchsen, Wurzelhaare nur selten ausgebildet waren. Auch Höveler[2]) erwähnt: „Wurzelhaare werden beim Eindringen der Wurzeln (sc. in Holz) nicht angelegt. Erst wenn die Humifikation durch die Tätigkeit der Wurzeln weiter vorangeschritten ist, treten Wurzelhaare auf.“

Wurde die normale Dauer des Gipsverbandes von 8—12 Tagen um ein bedeutendes überschritten, so fand sich das Hypokotyl um mindestens 10 cm gestreckt, während es nur unbedeutend in die Dicke gewachsen war; die Kotyledonen waren zum Teil eingetrocknet, und es hatten sich neue Blätter entwickelt.

Seitlich aus dem Hypokotyl hervorgehende Beiwurzeln fanden sich nie; möglicherweise steht damit im Zusammenhang, daß die Endodermis des Hypokotyls stark verholzt ist und den Zentralzylinder starr umgibt. Übrigens liegen die Verhältnisse bei der Wurzel anders. Hier zeigen die rhizogenen Streifen im Gegensatz zu den übrigen Teilen der Endodermis keine Verholzung, mit Ausnahme der Casparischen Punkte, die selbst in den ersten Entwicklungsstadien schon verholzt sind.

Wurden die Versuche bis zu vier Wochen ausgedehnt, so war die ursprünglich etwa 5 cm lange Hauptwurzel bis auf ein kurzes Stück abgestorben. Dieser Stumpf fand sich vollständig durchsetzt mit einem Gewirr von Seitenwurzeln, in denen in einigen Fällen sogar Seitenwurzeln zweiter Ordnung angelegt waren. Dies bietet ein gewisses Interesse daher, weil Bloch[3]) fand, daß oft im Rindengewebe fleischiger Wurzeln Seitenwurzeln zweiter Ordnung in akropetaler Reihenfolge angelegt werden. Man sieht also, daß es möglich ist, diese Erscheinung auch künstlich hervorzurufen.

Nach Jodbehandlung von Durchschnitten dieser alten Wurzeln sah man, daß sämtliche Stärke aus den Seitenwurzeln verschwunden war, ein Zeichen, daß das Wachstum aufgehört hatte; denn bei kürzerer Dauer des Verbandes, wo die Seitenwurzeln noch weiterwuchsen, fand sich regelmäßig Stärke in den Wurzelspitzen vor. Diese Tatsache ist bemerkenswert. Später, bei Besprechung der Versuche mit Vicia Faba, werde ich darauf zurückkommen.

---

[1]) l. c. S. 3.

[2]) Höveler, Über die Verwertung des Humus bei der Ernährung chlorophyllführender Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 24; 1892.

[3]) Bloch, Verzweigung fleischiger Phanerogamenwurzeln. Berl. Diss. 1880.

Alles in allem gestaltet sich der Durchbrechungsvorgang der Seitenwurzeln bei Lupinus albus folgendermaßen. Die entstehende Seitenwurzel komprimiert infolge ihres höheren Turgors das vor ihr liegende Rindengewebe, bis die ihr zunächst liegenden Rindenzellen mechanisch zerstört werden. Deren Zellsaft ergießt sich in die benachbarten Interzellularen und wird schließlich von der Seitenwurzel und dem noch intakten Rindengewebe resorbiert. Die festen Substanzen der zerstörten Zellen füllen als Detritus alle Ecken und Winkelchen aus und werden nicht aufgelöst. Durch derartige Zerstörung von Zellen bahnt sich die Seitenwurzel allmählich ihren Weg, bis kurz vor ihrem Hervortreten das Rindengewebe in einem Längsspalt aufreißt und ihr den Durchbruch gestattet.

### Versuche mit Zea Mays.

Da die Ergebnisse, welche Eingipsversuche mit Zea Mays zeitigten, mit den bei Lupinus albus erhaltenen nahezu gleich waren, mögen sie hier anschließend besprochen werden.

Körner von Zea Mays wurden 24 Stunden eingequellt und in den erwähnten Pflanzkästen ausgepflanzt. Nach 6—7 Tagen waren bei einem großen Teile des Versuchsmaterials die Hauptwurzeln 6—8 cm lang geworden. Da auf dieser Entwicklungsstufe die Seitenwurzelanlagen bereits meistens als helle Pünktchen im Rindengewebe sichtbar sind, war es überflüssig, eine Dekapitation zur Förderung des Seitenwurzelwachstums vorzunehmen, umsomehr, als auch die bei Verkürzung der Hauptwurzel bei Lupinus so beträchtliche Dickenzunahme des Rindengewebes bei Zea Mays nur sehr gering war.

Es wurden somit die Wurzeln in der bekannten Weise in unverletztem Zustande eingegipst, nachdem Beiwurzeln, die fast regelmäßig schon auf dieser Entwicklungsstufe aus den untersten Stengelknoten hervorbrechen, mit scharfem Messer entfernt waren. Die Frucht befand sich regelmäßig mit im Gipsverbande, um die Entwicklung dieser Beiwurzeln möglichst zu unterdrücken. Nur der obere Teil des Scheidenblattes ragte aus dem Verbande hervor. Bei längerer Dauer des Versuches treten, manchmal schon nach 4—6 Tagen, aus den unteren Stengelknoten wieder Beiwurzeln auf, die, falls sie nicht entfernt werden, über den Gipsverband hinüberwachsen und die Ernährung der Pflanze übernehmen. Nach 2—3 Wochen verkümmert die Pflanze allmählich, und die Hauptwurzel stirbt im Gipsverbande ab.

Nachdem die so behandelten Pflanzen 5—10 Tage in dieser Weise kultiviert waren, wurden die Verbände gelöst und die Wurzeln in Längs- und Querschnitten untersucht. Es zeigte sich, daß die Seitenwurzeln sich im Rindengewebe weiter entwickelt hatten, und zwar mehr als bei Lupinus. Nach fünf Tagen waren sie 3—8 mm, nach

10 Tagen sogar bis 15 mm in der Hauptwurzel ausgewachsen. Ihre Wachstumsrichtung war wie bei Lupinus in der Hauptsache nach unten, in einigen Fällen auch nach oben; aber nie konnte beobachtet werden, daß eine Seitenwurzel bis in die Stengelglieder vorgedrungen wäre.

Auch hier bei Zea Mays läßt eine genaue mikroskopische Nachprüfung unter Anwendung von Färbemethoden nichts von einer Enzymwirkung der wachsenden Seitenwurzel erkennen. Bei Kernfärbungen zeigte es sich, daß selbst in unmittelbarer Nähe der Seitenwurzelspitze resp. der Seitenwurzelflanken keine Veränderungen der Kerne sichtbar waren. Die Kerne zeigten normales Aussehen mindestens bis zu dem Augenblick, wo der Druck der Seitenwurzel die Zelle zerstörte, vielleicht auch noch länger. Denn in dem sich überall in wechselnder Menge vorfindenden Material der zerstörten Zellen konnten noch färbbare Kerne nachgewiesen werden.

Überall stand wiederum die Oberfläche der Seitenwurzel mit vollständig intakten Rindenzellen im engsten Zusammenhang. Eine Zerstörung von Zellen, welche der Dauer des Versuches entsprochen hätte, war nicht zu bemerken; die Menge des aus den festen Zellsubstanzen bestehenden Detritus entsprach, soweit dies zu beurteilen möglich ist, ganz der Zahl der zerstörten Zellelemente.

Durch das Wachstum der Seitenwurzeln werden anormale Druck- und Zugwirkungen auf das Hauptwurzelrindengewebe ausgeübt. Daß diese orientierend auf die Anordnung der Zellen wirken können, ist bekannt. In auffallender Weise fanden sich nun bei Zea Mays, ähnlich wie bei Lupinus, auf Querschnitten mit der Seitenwurzel konzentrische Zellreihen, fast ganz ohne Interzellularen und aus kleineren Zellen bestehend, welche in antikliner und perikliner Richtung angeordnet waren. Auf Längsschnitten durch Seitenwurzeln begleiteten sie die Kontur derselben. Allem Anschein nach war die Zahl dieser Zellen stets größer als die der früher dagewesenen, als die Seitenwurzel sich noch nicht entwickelt hatte. Danach hatte also außer passivem Wachstum auch noch eine nachträgliche Zellteilung im Rindengewebe stattgefunden in ähnlicher Weise, wie wir es schon bei Lupinus mutmaßten. Im allgemeinen ist Neubildung von Zellen im Rindengewebe nur selten, sie kommt hauptsächlich nur als Wundwucherung vor, wenn nämlich die wachsende Seitenwurzel den Rindenkörper vom Zentralzylinder abhebt.

### Versuche mit Vicia Faba und Pisum sativum.

Wesentlich anders wie die besprochenen Pflanzen verhalten sich Vicia Faba und Pisum sativum im Gipsverbande. Da diese beiden viele Erscheinungen gemeinsam haben, mögen sie zusammen besprochen werden.

Bereits Pfeffer[1]) gibt für diese Pflanzen an, daß das Wachstum der Seitenwurzeln im Gipsverbande unterdrückt wird, eine Beobachtung, die auch Nordhausen[2]) machte. Diese Tatsache bestätigten meine eigenen in dieser Hinsicht angestellten Versuche. Dazu wurden Keimlinge von Faba und Pisum in gewöhnlicher Weise ohne Dekapitation eingegipst und ausgepflanzt. Die Seitenwurzeln entwickelten sich bis zu einem gewissen Grade, bis sie nämlich $^2/_3$ der Rindenbreite durchsetzten, um dann im allgemeinen ihr Wachstum einzustellen. Bei längerer Dauer des Gipsverbandes konnten sie auch bis an die Peripherie der Wurzel vordringen, wobei es fraglich ist, ob nicht die absterbende Rinde ihnen den Weg leicht machte.

Genaue anatomische Vergleiche zeigten auch hier, wo doch die Seitenwurzel so lange Zeit hindurch im Verbande an derselben Stelle blieb und wo daher eine etwaige Enzymwirkung sich in ausgedehnterem Maße hätte bemerkbar machen müssen, daß eine solche nicht stattgefunden hatte; alles, was zu sehen war, ließ auf reine Druckwirkung schließen.

Nie machten die Seitenwurzeln Versuche, sich nach irgend einer Richtung umzubiegen und sich weiter zu verlängern, wie es bei Lupinus und Zea Mays geschah; nur die Zahl der Anlagen wurde vermehrt. Bei Vicia Faba könnte man als Grund für diese Wachstumsstockung annehmen, daß die Wurzeln infolge ihres ziemlich erheblichen Durchmessers zu steif zum Umbiegen sind; dies trifft aber bei Pisum nicht zu. Vielleicht läßt sich die Tatsache auch in folgender Weise mit dem Verschwinden der Statolithenstärke in Einklang bringen.

Nach einer Dauer des Gipsverbandes von acht Tagen war nämlich sämtliche Stärke aus Haupt- und Seitenwurzeln verschwunden. Die Wurzeln waren nicht mehr geotropisch empfindlich, wie in dieser Hinsicht angestellte Versuche zeigten. Aus dem Gipsverbande befreite Vicia Faba-Pflanzen wiesen für die Seitenwurzeln dasselbe Verhalten auf, wie es Němec[3]) für Hauptwurzeln festgestellt hat. Wurden sie in horizontaler Lage in feuchter Kammer weiter gezogen, so zeigte es sich, daß die Seitenwurzeln nach allen Richtungen ohne Krümmungen hervorbrachen. Erst allmählich stellten sich die Stärkekörner und auch die geotropische Empfindlichkeit wieder ein.

Auch Versuche mit Entfernung der Hauptwurzelspitze vor dem Eingipsen hatten nur negativen Erfolg. Die Seitenwurzeln wuchsen im Gipsverbande nicht aus, nur die Zahl ihrer Anlagen wurde wiederum vermehrt. Eine Dickenzunahme trat nur in ganz geringem Maße ein.

---

[1]) l. c. S. 2, S. 357. [2]) l. c. S. 8, S. 579.

[3]) Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVIII, 1900.

Im Anschluß an die Besprechung von Vicia Faba möchte ich noch eine andere Beobachtung erwähnen. Noll[1]) hatte gefunden, daß die akropetale Reihenfolge der Seitenwurzeln bei manchen Pflanzen typisch durchbrochen wird, und er beobachtete, daß nach Entfernung der vorhandenen Seitenwurzeln aus deren Stümpfen innerhalb der Hauptwurzel neue zweiter Ordnung entstanden. Nach meinen Erfahrungen können sekundäre Seitenwurzeln bei Vicia Faba unter denselben Umständen aus dem Zentralzylinder selber hervorgerufen werden. Bei unverletzten Pflanzen zeigen sie sich nur vereinzelt, in größerer Menge dagegen im dekapitierten Zustande der Hauptwurzel. Inwieweit diese Wurzeln auf völlige Neubildungen oder auf schon vorhandene, schlafende Anlagen zurückzuführen sind, läßt sich nicht so ohne weiteres sagen, da Anlagen auch in normalem Zustande, wie ich nachweisen konnte, bereits vorhanden sind. Im übrigen würde meines Erachtens auch die Entstehung von Neubildungen keine besonderen Voraussetzungen nötig machen. In Übereinstimmung mit dem Gesagten stehen meine Beobachtungen über die Entwickelungsgeschichte dieser Wurzeln, die nichts von der Norm abweichendes bietet, wie dies Noll offenbar mutmaßte. Eine derartige Annahme wäre nur für solche Fälle berechtigt, wo die Endodermis vollkommen verholzt wäre. Nach meinen Beobachtungen fand sich aber, daß sowohl in der Wurzel, als auch im Stengel die sogenannten rhizogenen Streifen, die für die Bildung von Nebenwurzeln überhaupt nur in Betracht kommen, selbst bis zu einem Alter von zwei Monaten stets unverholzt bleiben. Tatsächlich brechen sowohl bei Vicia Faba als auch bei Pisum sativum Beiwurzeln bekanntlich in größerer Zahl hervor, besonders aber, wenn die Hauptwurzel im Gipsverband sich befindet. Dabei ist zu bemerken der Gegensatz zu Lupinus, welcher unter denselben Bedingungen niemals dazu befähigt war, Beiwurzeln auszubilden, aber auch im Hypokotyl eine stark verholzte Endodermis zeigte.

In bezug auf die uns beschäftigende Hauptfrage sei noch bemerkt, daß die außer der Reihenfolge entstehenden Seitenwurzeln im Gipsverbande sich genau wie die normalen verhielten, also nicht weiter wuchsen.

Meine Versuche mit Gipsverbänden haben in Übereinstimmung mit denen von Pfeffer, Peirce und Pond gezeigt, daß eine Durchbrechung der Hauptwurzelrinde mit Hilfe von Enzymen der Seitenwurzel nicht stattfindet. Der Durchbruch erfolgt auf rein mechanischem Wege.

---

[1]) Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Landw. Jahrb., Bd. XXIX. 1900.

## Einige weitere Beobachtungen über den Durchbruch der Seitenwurzeln.

Bisher war schlechthin davon gesprochen worden, daß durch die wachsende Seitenwurzel ein gewisser Komplex von Zellen vernichtet wird. Die festen Überreste dieser Zellen finden sich ja auch stets als Verkittungssubstanz der Seitenwurzel und des Rindengewebes der Hauptwurzel vor. Würde die Seitenwurzel letzteres ähnlich wie eine Kalkalge ein Gestein durchdringen, also fast ausschließlich rein chemische Wirkung ausüben, so müßte sie fast genau so viel Rindengewebe töten als sie selber verdrängt. Dem widerspricht aber schon die Tatsache, daß z. B. bei Phaseolus multiflorus und Vicia Faba die Elastizität der Rinde der wachsenden Seitenwurzel nachgibt, so daß sich kurz vor dem Durchbruch äußerlich Kuppen bilden können, welche noch von mehreren Schichten des Hauptwurzelgewebes bedeckt sind. Erst wenn die Elastizitätsgrenze überschritten ist, reißt die Rinde in einem Längsriß auf und die Seitenwurzel tritt hervor.

Umgekehrt bilden sich bei Zea Mays, wo das Rindengewebe eine sehr geringe Elastizität besitzt, keine von Rindengewebe überwölbten Kuppen, sondern die Seitenwurzel bricht gleich, nachdem sie die vor ihr liegende Strecke Rindengewebe durchwachsen hat, hervor.

Wenn es nun gelingt, festzustellen, wieviel von dem Rindengewebe durch die an dessen Stelle sich drängende Seitenwurzel zerstört und wieviel nur zur Seite gedrängt wird, so kann man die Frage nach einer eventuellen Enzymwirkung auch noch von einer anderen Seite aus betrachten.

Dringt eine Seitenwurzel infolge von Druckwirkung durch Rindengewebe, so verändert sie naturgemäß durch ihren Druck die Anordnung der Gewebe.

Ein Querschnittsbild durch die Hauptwurzel, welches eine oder auch mehrere Seitenwurzelanlagen enthält, ist allgemein infolge der Elastizität des Rindengewebes etwas umfangreicher als ein anderes, welches aus einer dicht darüber oder darunter liegenden Zone entnommen ist und keine Spur der betreffenden Seitenwurzeln mehr zeigt. Vergleicht man die Größenverhältnisse zweier solcher Schnitte, so muß die Differenz derselben abzüglich der Seitenwurzel den Raum der vernichteten Zellen darstellen.

Nun fand es sich, daß die fünf Versuchspflanzen Lupinus albus, Zea Mays, Vicia Faba, Pisum sativum und Phaseolus multiflorus in diesem Punkte sich sehr verschieden verhielten. Um genauere Vergleiche anstellen zu können, wurde die Menge des durch die Seitenwurzel zerstörten, früher an ihrem Platze befindlichen Rindengewebes in Prozenten des von der Seitenwurzel eingenommenen Raumes festgestellt.

Zu diesem Zwecke wurden Querschnitte durch Keimwurzeln der oben erwähnten fünf Versuchspflanzen, welche Seitenwurzelanlagen schon makroskopisch sichtbar enthielten, gemacht. Ein solcher Querschnitt, welcher die Mediane einer oder mehrerer Seitenwurzelanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien enthielt, durfte nicht zu dünn sein, um ein Schrumpfen zu verhüten. In den folgenden Tabellen ist er mit B bezeichnet. Ebendaselbst finden sich mit A solche Schnitte bezeichnet, die kurz über oder unter dem zugehörigen Schnitt B entnommen wurden und somit eine von Seitenwurzeln freie Stelle repräsentierten[1]). Beide Schnitte wurden bei gleicher, schwacher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat nebeneinander auf denselben Bogen starken Zeichenpapiers in Umrissen gezeichnet. Die Konturen des Zentralzylinders und die der Seitenwurzel wurden in den entsprechenden Bildern mit eingetragen. Nach der bekannten Wägemethode wurden dann die Flächen selber in Gewichtseinheiten festgestellt. Es wurden dazu die Flächen A, B und aus B die Seitenwurzel C aus dem Zeichenpapier sorgfältig ausgeschnitten und gewogen (z. T. auf einer Präzisionswage). Das Verhältnis der Gewichte von A, B, C entspricht den Größenverhältnissen der Flächen und, wie wir späterhin noch zeigen werden, annähernd auch denen der körperlichen Gewebe. B ist stets um ein geringes kleiner als A; aber B + C ist stets größer als A. Die Seitenwurzel hat also nicht alles ihr im Wege liegende Zellmaterial zerstört, sondern manches nur zur Seite geschoben.

Der Prozentsatz des zerstörten Rindengewebes, welches oben mit A — B in Rechnung zu setzen ist, betrug dann prozentual verglichen mit der Seitenwurzel C, in eine Formel gebracht:

$$x = \frac{(A - B) \cdot 100}{C} \,\%.$$

Von allen fünf Versuchspflanzen wurden je drei Versuchsreihen zu je sechs Einzelversuchen ausgeführt und die Mittelwerte genommen. In den folgenden Tabellen gebe ich für jede Pflanze eine beliebig herausgegriffene Versuchsreihe; die andern waren ähnlich und ergaben dieselben oder nur unwesentlich andere Durchschnittswerte.

Berücksichtigt man bei den Werten von x die Altersstadien der Seitenwurzeln (vgl. die Bemerkungen in der letzten Rubrik der Tabelle), so zeigt sich, daß die Seitenwurzel im Anfange ihres Wachstums einige Prozente mehr von dem ihr im Wege liegenden Rindengewebe vernichtet als später, wo sie schon größer geworden ist.

---

[1]) Ob der Schnitt darüber oder darunter gemacht wurde, war, wie Vergleiche es ergaben, ziemlich einerlei. Das Resultat änderte ch nur um Zehntelprozente.

## Vicia Faba.

| A = | B = | A − B = | C = | x = | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| 1,75 g | 1,72 g | 0,03 g | 0,28 g | 10,7 % | Seitenwurzel vor dem Durchbruch |
| 1,29 „ | 1,26 „ | 0,03 „ | 0,23 „ | 13 % | S.-w. klein |
| 1,63 „ | 1,60 „ | 0,03 „ | 0,27 „ | 11 % | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,89 „ | 1,85 „ | 0,04 „ | 0,31 „ | 13 % | 2 S.-w. klein |
| 1,77 „ | 1,74 „ | 0,03 „ | 0,30 „ | 10 % | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,34 „ | 1,31 „ | 0,03 „ | 0,25 „ | 12 % | S.-w hatte $^3/_4$ der Rindenbreite durchwachsen |

Im Durchschnitt und abgerundet **x = 12%**.

Diese Tatsache könnte leicht zu der Annahme führen, daß in den ersten Wachstumsstadien Enzymabsonderung stattfindet, während später, wenn die Wurzel schon kräftiger geworden ist, mehr Druckwirkung auftritt. Zu berücksichtigen ist aber, daß die Seitenwurzel in ihren ersten Entwicklungsstadien viel mehr abgeplattet, also stumpfer, als später ist. Sie zerdrückt daher im Anfang leichter die Zellen, die sie später, wo sie mehr Keilwirkung entfalten kann, einfach zur Seite schieben würde. Ferner verkleinert ja, wie wir namentlich bei den Versuchen mit Gipsverbänden gesehen haben, die wachsende Seitenwurzel zuerst die Interzellularen des an sich sehr lockeren Rindengewebes und kann dadurch leicht ein paar Prozente von zerstörtem Gewebe mehr vortäuschen.

Unsere Berechnungen knüpfen an den Medianschnitt durch die Seitenwurzel an. Ich glaube keinen großen Fehler zu begehen, wenn ich die Elastizität nach oben und unten sowie nach rechts und links im Rindengewebe gleich setze und annehme, daß auch die ganze Seitenwurzel, räumlich genommen, im Rindengewebe x%, also hier 12% der vorher an ihrer Stelle gewesenen Zellen zerstört.

Unter den gleichen Voraussetzungen wurden auch die folgenden Tabellen zusammengestellt.

## Lupinus albus.

| A = | B = | A − B = | C = | x = | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| 1,30 g | 1,27 g | 0,03 g | 0,17 g | 18% | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,16 „ | 1,13 „ | 0,03 „ | 0,16 „ | 18% | S.-w. durchgebrochen. C = S.-w. nach Abzug d. vorstehenden Spitze |
| 1,565 „ | 1,550 „ | 0,015 „ | 0,07 „ | 21% | S.-w. sehr klein |
| 1,22 „ | 1,19 „ | 0,03 „ | 0,15 „ | 20% | S.-w. klein |
| 1,40 „ | 1,38 „ | 0,02 „ | 0,11 „ | 18% | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,47 „ | 1,45 „ | 0,02 „ | 0,10 „ | 20% | S.-w. klein |

Im Durchschnitt und abgerundet **x = 19%**.

### Pisum sativum.

| A = | B = | A – B = | C = | x = | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| 1,19 g | 1,13 g | 0,06 g | 0,12 g | 50% | S.-w. hatte 3/4 d. Rinde durchwachs. |
| 1,14 „ | 1,08 „ | 0,06 „ | 0,12 „ | 50% | „ „ 3/4 „ „ „ |
| 1,210 „ | 1,135 „ | 0,075 „ | 0,15 „ | 50% | S.-w. groß. |
| 1,33 „ | 1,26 „ | 0,07 „ | 0,15 „ | 47% | „ „ |
| 1,64 „ | 1,57 „ | 0,07 „ | 0,14 „ | 50% | „ „ |
| 1,25 „ | 1,19 „ | 0,06 „ | 0,11 „ | 55% | S.-w. klein |

Im Durchschnitt und abgerundet **x = 50%.**

### Zea Mays.

| A = | B = | A – B = | C = | x = | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| 0,91 g | 0,83 g | 0,08 g | 0,09 g | 89% | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,043 „ | 0,945 „ | 0,098 „ | 0,104 „ | 94% | S.-w. klein |
| 1,223 „ | 1,003 „ | 0,22 „ | 0,25 „ | 88% | Gleichzeitig 3 S.-w. getroffen |
| 1,245 „ | 1,120 „ | 0,125 „ | 0,142 „ | 88% | „ 2 „ „ |
| 1,173 „ | 1,064 „ | 0,109 „ | 0,122 „ | 89% | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,091 „ | 0,992 „ | 0,099 „ | 0,110 „ | 89% | S.-w. mittelgroß |

Im Durchschnitt und abgerundet **x = 90%.**

### Phaseolus multiflorus.

| A = | B = | A – B = | C = | x = | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|---|
| 1,075 g | 1,070 g | 0,005 g | 0,140 g | 3,6% | S.-w. vor dem Durchbruch |
| 1,045 „ | 1,040 „ | 0,005 „ | 0,110 „ | 4,5% | S.-w. mittelgroß |
| 0,909 „ | 0,908 „ | 0,001 „ | 0,020 „ | 5,0% | S.-w. sehr klein |
| 1,349 „ | 1,345 „ | 0,004 „ | 0,095 „ | 4,2% | S.-w. mittelgroß |
| 1,097 „ | 1,093 „ | 0,004 „ | 0,093 „ | 4,3% | „ „ |
| 1,029 „ | 1,023 „ | 0,004 „ | 0,095 „ | 4,2% | „ „ |

Im Durchschnitt und abgerundet **x = 4%.**

Es lohnt sich, einen Vergleich der einzelnen gefundenen Werte vorzunehmen. Ordnet man die Versuchspflanzen nach fallenden Prozenten, so erhält man die Reihenfolge:

| | |
|---|---|
| Zea Mays | ca. 90% |
| Pisum sativum | „ 50% |
| Lupinus albus | „ 19% |
| Vicia Faba | „ 12% |
| Phaseolus multiflorus | „ 4% |

Jede Versuchspflanze hat also nach meinen Beobachtungen einen ihr eigentümlichen, ziemlich konstanten Prozentsatz des durch die wachsende Seitenwurzel zerstörten Rindengewebes. Die Einzelwerte differenzieren nicht viel vom Mittelwert, höchstens um ± 5%. Auffallend ist der außerordentlich starke Gegensatz zwischen Phaseolus multiflorus und Zea Mays.

Bei Phaseolus liegen die Verhältnisse so, daß die Frage nach einer Enzymtätigkeit der Seitenwurzeln auf jeden Fall deplaziert erscheint, bei Zea Mays findet sich der entgegengesetzte Fall. Hier liegt der oben erwähnte Vergleich mit einer Kalkflechte, die in Kalkgestein eindringt, eigentlich sehr nahe, ein Fall, wo, wie erwähnt, fast ausschließlich chemische Kräfte in Frage kommen. Hinzu kommt, daß bei Zea Mays die Seitenwurzel beim Durchbruch sofort vollkommen frei von Rindengewebe ist, und nicht das Rindengewebe vor sich her schiebt, so daß schließlich Kuppen entstehen, wie z. B. bei Vicia Faba. Man könnte somit auf Grund der Differenzen in den gefundenen Werten zu der Annahme kommen, daß bei Zea Mays die Seitenwurzeln fast ausschließlich auf Grund von chemischen, bei Phaseolus auf Grund von mechanischen Kräften durch das Rindengewebe wachsen. Die erste Annahme steht schon mit unseren früheren Erfahrungen direkt in Widerspruch. Tatsächlich läßt sich aber in Übereinstimmung mit diesen Erfahrungen eine einleuchtende Erklärung geben, wenn wir an die soeben erwähnten Vorwölbungen des Rindengewebes über der Seitenwurzelkuppe anknüpfen. Es handelt sich nämlich um die physikalischen Eigenschaften oder, genauer gesagt, um die größere oder geringere Elastizität und Plastizität des Rindengewebes.

Ist im extremen Falle das Gewebe vollkommen plastisch oder gummiartig elastisch, so müßte der Prozentsatz der zerstörten Zellen annähernd gleich Null sein, insofern, als die junge Seitenwurzel das Rindengewebe hochhebt, bis sie schließlich durch einen einzigen Riß austritt, durch den höchstens ein ganz geringer Zellkomplex in Mitleidenschaft gezogen würde. Im Gegensatz dazu müßten auch bei rein mechanischem Vordringen der Seitenwurzel in einem vollkommen starren Gewebe ebensoviele Zellen zugrunde gehen, wie die Wurzel verdrängt, womit dann der andere Grenzfall von 100% erreicht wäre.

Nun sind aber tatsächlich im Gegensatz zu Lupinus, Faba und Phaseolus die Keimwurzeln von Pisum und Zea viel spröder. Durch die große Brüchigkeit ist ja auch, wie bekannt, das Arbeiten mit Maiskeimlingen sehr erschwert. Schon bei geringen seitlichen Biegungen brechen oft die Wurzeln und noch leichter die jungen Stengel.

Die Annahme, daß der bei den einzelnen Versuchspflanzen wechselnde Prozentsatz des zerstörten Rindengewebes mit der mehr

oder minder großen Sprödigkeit des Rindengewebes in Zusammenhang stehe, würde nun als richtig angesehen werden können, wenn es gelingt, zu der Zusammenstellung auf Seite 260 eine Parallelreihe experimentell zu finden, die die physikalischen Eigenschaften der verschiedenen Rindengewebe illustriert. Dies glaube ich mit Hilfe von zwei Methoden zeigen zu können, die zwar keinen Anspruch auf sehr große Genauigkeit haben, aber immerhin doch die mechanischen Eigenschaften der Rindengewebe in relativen Vergleichszahlen festzulegen gestatten.

Das Prinzip der ersten Methode besteht darin, daß die Versuchswurzel auf eine kurze Strecke von 2 mm gebogen wird, bis es bei einem gewissen Biegungswinkel zu einem Zerreißen des Rindengewebes kommt. Erreicht wurde dies dadurch, daß die Wurzel in einer in der Mitte auf ganz kurze Strecke unterbrochenen Rinne festgeklemmt wurde. Die eine Hälfte dieser Rinne war fest auf einer Kreisscheibe in Richtung des Radius angebracht, die andere Hälfte ließ sich mit dem an ihr befestigten Zeiger um den Mittelpunkt der Scheibe drehen. Der Winkel, um den die bewegliche Rinne gedreht werden mußte, um einen Bruch der Rinde der eingeklemmten Wurzel zu erreichen, wurde als Maß für die Festigkeit des Gewebes angenommen.

Untersucht wurden die ganz dicht unter den jüngsten Seitenwurzelanlagen befindlichen Stellen. Höher hinauf zu gehen, empfahl sich nicht, da das Rindengewebe dort durch die sich entwickelnden Seitenwurzeln zum Teil innerlich zerrissen ist und unter anormaler Spannung steht. Es bedarf wohl keiner Erwähnung, daß die Wurzeln, sobald sie der Erde entnommen waren, kurz abgespült wurden und in diesem feuchten Zustande zur Untersuchung gelangten. Das Material bestand wieder aus Vicia Faba, Pisum sativum, Lupinus albus, Phaseolus multiflorus und Zea Mays. Aus einer großen Reihe von Einzelwerten wurden die Mittelwerte bestimmt und folgende Reihenfolge erhalten:

| | |
|---|---|
| Zea Mays | ca. 60° |
| Pisum sativum | „ 70° |
| Lupinus albus | „ 80° |
| Vicia Faba | „ 94° |
| Phaseolus multiflorus | „ 95° |

Genau dieselbe Reihenfolge fand sich auch bei der Messung des durch die Seitenwurzel zerstörten Rindengewebes (siehe Seite 260).

Daß diese Reihenfolge die tatsächlichen Verhältnisse einigermaßen gut wiedergibt, bestätigt auch die folgende Methode.

Das Prinzip derselben beruht darauf, daß die Wurzel in der Querrichtung zwischen einer Glasplatte und einem schmalen Metallstreifen mit abgerundeten Kanten allmählich gesteigertem Drucke ausgesetzt wird, bis ein Durchsichtigwerden der Rinde den Austritt des Zellsaftes

in die Interzellularen und somit eine Zerstörung des Gewebes anzeigt. In einen schmalen, bis auf $^3/_4$ seiner Höhe mit Quecksilber gefüllten Standzylinder tauchte eine beiderseitig geschlossene Glasröhre, die unten der besseren Führung wegen eine Korkscheibe trug. An ihrem oberen Ende war horizontal der erwähnte Metallstreifen befestigt. Seine Breite wurde nach einigen Orientierungsversuchen auf 4 mm festgesetzt. Legte ich nun eine Keimwurzel mit der zu untersuchenden Stelle quer über den Metallstreifen, so konnte ich mit einem darüber gelegten Glasplättchen den Stab ins Quecksilber hineindrücken, also einen Druck auf das Versuchsobjekt ausüben. Als Maß für denselben diente die Größe der Senkung, die an einer cm-Skala festgestellt wurde. Bei einer bestimmten Millimeterzahl wurde die Wurzel in der Mitte durchsichtig, also die Elastizität des Gewebes wurde überschritten. Zur Untersuchung gelangten Keimwurzeln derselben Pflanzen wie vorhin, und in bezug auf die Prüfungsstelle gilt das vorhergesagte. Aus einer größeren Anzahl von Einzelwerten für jede Pflanze wurden wiederum die Mittelwerte gewonnen, und nach der Größe des Druckes geordnet, ergab sich wieder die alte Reihenfolge:[1])

| | |
|---|---|
| Zea Mays | ca. 30 mm |
| Pisum sativum | „ 49 „ |
| Lupinus albus | „ 75 „ |
| Vicia Faba | „ 89 „ |
| Phaseolus multiflorus | „ 97 „ |

Nach allem vorhergehenden ist somit die Annahme, daß die wachsende Seitenwurzel ihren Weg durch das Rindengewebe rein mechanisch nimmt, auch hier sicher begründet.

Die bei den einzelnen Pflanzen verschieden große Zerstörung von Rindenzellen ist abhängig von den physikalischen Eigenschaften der Wurzelrinde. Ist diese spröde, so wird viel Gewebe durch den Druck der wachsenden Seitenwurzel zerstört, ist sie elastisch und biegsam, so wird das Gewebe größtenteils nur ausweichen.

Daß im Spezialfalle jedesmal besondere Verhältnisse herrschen, die wir nicht alle übersehen können, bedarf wohl keiner besonderen Betonung. Z. B. sei nur darauf hingewiesen, daß die bei der einen Pflanze mehr keilförmigen Seitenwurzelkuppen das Rindengewebe der Hauptwurzel mehr auseinanderschieben und schonen müssen, als die stumpferen Seitenwurzeln einer anderen Pflanze, die die Rindenzellen naturgemäß mehr zerquetschen. Abgesehen von den ganz jungen Entwicklungsstadien fanden sich aber keilförmige und stumpfe Seitenwurzelanlagen bei derselben Pflanze durcheinander, manchmal sogar auf demselben Querschnitt.

[1]) Eine Umstellung in der Reihenfolge resultiert aus der wechselnden Dicke der Versuchsobjekte in Anbetracht der primitiven Methode nicht.

## Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Durch Anwendung eines Gipsverbandes ist es möglich, die Seitenwurzeln von Lupinus albus und Zea Mays sowohl im Rindengewebe der Hauptwurzel, als auch im fremden Gewebe des Hypokotyls zum Wachsen zu bringen, während bei Vicia Faba und Pisum sativum die Seitenwurzelanlagen im Gipsverbande sofort ihren Zuwachs einstellen und auch keine geotropische Empfindlichkeit mehr zeigen.

Bei Lupinus albus und Zea Mays treten im Gipsverbande keine Verwachsungen der Seitenwurzeln mit dem Rindengewebe des Mutterorgans ein, wohl aber können sie unter sich verwachsen. — Die Wachstumsablenkung konnte nach unten und auch nach oben erfolgen.

Von Enzymwirkung der wachenden Seitenwurzel ließ sich in allen Fällen, obwohl die Bedingungen für ein Sichtbarwerden besonders günstig waren, bei genauer anatomischer Untersuchung nichts erkennen. Das Wachstum der Seitenwurzeln erfolgt sowohl im Experiment als auch unter natürlichen Verhältnissen auf rein mechanischem Wege.

Durch Auswägen von Querschnittsbildern wurde festgestellt, daß bei jeder der fünf Versuchspflanzen die Seitenwurzeln einen für jene charakteristischen Prozentsatz des Rindengewebes zerstören.

Es ließ sich der Nachweis bringen, daß diese Werte abhängig sind von den physikalischen Eigenschaften der Hauptwurzelrinde, und zwar sind sie umgekehrt proportional der bei den einzelnen Pflanzen wechselnden Elastizität und Plastizität des Rindengewebes.

In der Lupinenwurzel wachsen Zentralzylinder und Rindengewebe je nach den Umständen in verschiedenem Maße in die Dicke, und zwar überwiegt unter normalen Verhältnissen und im Gipsverband das Dickenwachstum des Zentralzylinders allmählich über das des Rindenkörpers, welches im Gipsverbande völlig stockt. Verkürzt man eine Lupinenhauptwurzel aber um 1 cm, also um die Länge der Zuwachszone, so wird das Dickenwachstum des Zentralzylinders fast gänzlich sistiert, das des Rindengewebes aber stark gesteigert.

---

# Die biologische Stellung der abessinischen Baumlobelie.

## (Lobelia Rhynchopetalum [Hochst.] Hemsl.).

Von **Felix Rosen.**

(Mit Tafel II und III).

---

Vor kurzem machte ich darauf aufmerksam[1]), daß in der obersten Region des abessinischen Hochgebirges Semien zwei sehr verschiedene Floren vereint vorkommen: eine eigentlich alpine, welche in ihrem Artenbestand nach dem mediterranen und selbst nach dem arktischen Gebiet hinweist, und eine charakteristische Hochsteppenflora; diese verrät in ihrer Physiognomie wie in ihrer Zusammensetzung enge Beziehungen zu der auf den niederen Plateaus verbreiteten Prärie, von welcher sie jedoch durch einen breiten Bergwaldgürtel scharf gesondert wird. Die Alpinen Semiens, — Arten von Ranunculus, Arabis, Silene, Saxifraga, Primula u. a. —, ganz vom Habitus unserer Alpenpflanzen, finden sich an der Nordseite der Steilhänge und namentlich an Quellen und Bächen, meist aber in unmittelbarer Nachbarschaft von typischen Steppenpflanzen, wie Hartgräsern, Helichrysum- nnd Echinops-Arten, und es ist ohne weiteres ersichtlich, daß für die Verteilung nicht die Höhenlage und, in ihrem Gefolge, Temperatur und Niederschlagsmenge maßgebend sind. Es herrscht vielmehr die Hochsteppe, wo der Boden durch die Sonne rasch erwärmt und natürlich auch ausgetrocknet wird, während die Alpinen streng an die Orte gebunden sind, die durch Quell- und Schmelzwasser oder durch Beschattung rascher Erwärmung und stärkerer Austrocknung entzogen bleiben. Da in dieser Beziehung auf kleinstem Raum erhebliche Verschiedenheiten möglich sind, so findet man in Semien manchmal auf einem Quadratmeter lockerstehende, dornige Xerophyten und zarte, zum Polster verwobene Alpenpflanzen vereint.

Nicht ohne weiteres klar ist aber die biologische Stellung der auffallendsten Pflanze dieser Region, der Lobelia Rhynchopetalum (Tafel II).

---

[1]) Charakterpflanzen des abessinischen Hochlandes, in Karsten u. Schenck, Vegetationsbilder, 7. Reihe, Heft 5.

Es ist dies ein Gewächs vom Habitus einer Yucca oder Dracaene mit stets unverzweigtem Säulenstamm, der einen Schopf großer, schwertförmiger Blätter und zuletzt eine riesige Infloreszenz trägt. Der schenkeldicke Stamm erreicht in 7—10 Jahren 4—5 m Höhe, dazu mißt der kolbenähnliche Blütenstand noch oft 3½ m. Nach der Samenreife stirbt die Pflanze ganz ab oder erhält sich in Stockausschlägen, von welchen einer oder wenige zur Blüte gelangen können. — Die Baumlobelie bildet in Semien, wo sie 1833 von Rüppell entdeckt wurde, weit oberhalb der Waldgrenze (ca. 3000 m) ausgedehnte, aber lockere Bestände auf dem hier vorherrschenden tiefgründigen torfigen Boden. Sie erreicht die höchsten Erhebungen dieses Gebirges — über 4600 m —, scheint in Semien aber tiefer als 3550 m nirgends vorzukommen. Auch von den übrigen höheren Gipfeln des Landes, Guna, Kollo und Tschok, ist unsre Lobelie, deren abessinischer Name Djibarra lautet, bekannt, dagegen fehlt sie dem Semien unmittelbar vorgelagerten Bergstock des Abier, dessen höhere Lagen vorwiegend felsig sind.[1])

Man wird zunächst nicht geneigt sein, eine so sehr vom gewohnten Habitus der Alpinen abweichende Pflanze zu diesen in biologische Beziehungen zu setzen: mit ihrer großen, völlig ungeschützten Laubmasse, welche zu keiner Jahreszeit wesentlich reduziert werden kann, scheint die Djibarra schon ganz ungeeignet, der Kälte, den Stürmen und der Schneebedeckung des Hochgebirges zu trotzen. Andererseits fügt sich unsere Pflanze aber auch dem xerophytischen Typus nicht ohne weiteres ein, denn von den Dracaenen, denen sie im Habitus ähnelt, und den Cyadeen, an die besonders der mit Blattnarben bedeckte Stamm erinnert, weicht sie dadurch recht merklich ab, daß ihr Laub vollständig krautig ist. Es finden sich in den handbreiten und bis 60 cm langen Blättern nicht einmal an den Gefäßbündeln Sclerenchymbeläge. Wollte man endlich unsere Lobelie ihres an saftigem Parenchym reichen Stammes wegen zu den Succulenten in nähere Beziehungen setzen, so stände auch dem die Beschaffenheit des Laubes hindernd im Wege.

Nun ist eine kleine Anzahl ähnlicher Lobelien bekannt, und es liegt nahe, aus ihrem Vorkommen Schlüsse auf die biologische Stellung unserer Art zu ziehen. Baumlobelien (Lobelia, subsectio Rhynchopetalum) finden sich auf dem Kamerungebirge, am Ruwenzori und am Kilimandscharo und Kenia, also Gebirgen von bedeutender Höhe und

---

[1]) Am Abier sammelte Schimper eine andere, kleinere Art, die Lobelia Gibberoa Hemsl. Sie fand sich zwischen den Flecken Mai-Tsahlo (2920 m) und Adis-Alem (2600 m), vermutlich am Rande der Schlucht, welche diese beiden Orte trennt, bei 8000—8300 Fuß Seehöhe. Jedenfalls liegt dieser, wie es scheint, einzige Fundort bereits in der Zone der Hartlaubgehölze (Woyna-Dega der Abessinier). Vgl. E. Baker, African species of Lobelia § Rhynchopetalum; Journal of Botany, Bd. 32; 1894.

meist alpinem Charakter, doch gehören diese Lobelien ihrer Mehrzahl nach nicht eigentlich der Gipfelregion, sondern dem tiefer gelegenen Bergwaldgürtel an[1]). Die übrigen näheren Verwandten unserer Lobelie, die Sektion Tylomium, bewohnen niedere Gebirge Indiens, des pazifischen Gebietes und des tropischen Amerika, durchweg innerhalb der Waldzone.

Ich selbst fand im Wachholderwald nahe dem Südrand des abessinischen Hochlandes bei etwa 2700 m wenige Exemplare einer kleineren Lobelie, die in ihrer Tracht an die Djibarra erinnerte. Sie wuchs in einer schattigen Waldschlucht unter hohen Bäumen; die bedeutendsten Erhebungen dieser Gegend erreichen noch nicht die obere Waldgrenze. Leider blühte sie nicht; vielleicht handelte es sich um die oben erwähnte Lobelia Gibberoa.

Doch fehlen den Hochgebirgen der ostafrikanischen Seenregion auch oberhalb der Baumgrenze lebende Lobelien nicht ganz. Zu erwähnen ist namentlich die stattliche Lobelia Telekii, die am Kilimandscharo, am Kenia und am Runssoro etwa zwischen 3200 und 4600 m vorkommt, und Lobelia Gregoriana am Kenia (zwischen 4000 und 4900 m)[2]). Sie sind Begleiter einer nicht minder auffallenden Riesenstaude, des weit häufigeren Senecio Johnstonii, der gleichfalls mehrere Mannshöhen erreicht und mit seinen in der Jugend einfachen, später wiederholt gegabelten Säulenstämmen und den stattlichen Blätterschöpfen, die jene krönen, stark an gewisse Dracaenen erinnert. Schon Schimper[3]) wies nun darauf hin, daß dieser fremdartigste Vertreter der vielgestaltigen Gattung Senecio durchaus nicht alpine Tracht trage. „Bemerkenswert ist aber, daß habituell ähnliche Gewächse noch anderwärts das tropische Hochgebirge bewohnen. Denn ähnlich sind namentlich die Vellozien Brasiliens, einigermaßen auch die Espeletia-Arten der Cordilleren Venezuelas . . .“

Da es sich hier also anscheinend um ein biologisches Problem von gewissem weiteren Interesse handelt, so schien mir ein genaueres Eindringen wünschenswert. Dazu gab auch noch die Beobachtung Anlaß, daß die Säulenstämme der Lobelia Rhynchopetalum abnormen Bau aufweisen: sie führen einen doppelten Holzzylinder. Besonders schön sieht man an den nach der Samenreife abgestorbenen und von Wind und Wetter skelettierten Stämmen, daß unter der lederig-derben Korkschicht der Blattnarben, welche den Stamm lückenlos bekleideten, ein regelmäßig netzig-durchbrochener Holzzylinder und erst in größerer

[1]) Genaueres darüber unten.

[2]) Vgl. A. Engler in Deutsch-Ostafrika, Bd. V, Teil C, S. 401 und a. O.

[3]) A. F. W. Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena 1898, S. 779.

Tiefe normales Holz folgt. Vielleicht würde die anatomische Untersuchung Aufschlüsse über die Biologie unserer Pflanze geben[1]).

Die großen Transportschwierigkeiten verboten mir, von dem in Semien so massenhaft vorhandenen Objekt Proben mitzunehmen, dafür erwuchsen mir aus den eingesammelten Samen in der Heimat in Menge junge Pflanzen, von welchen es einzelne zu Stämmen von etwa 50 cm Höhe und 33 cm Umfang brachten. Freilich mußten auch meine stärksten Exemplare lange vor der Blütezeit zur Verarbeitung konserviert werden, und es erscheint bei den großen Schwierigkeiten, die der Kultur der Baumlobelien entgegenstehen, zweifelhaft, ob unsere wenigen überlebenden Exemplare bis zur Blüte gelangen werden. Meine Bemühungen um fremdes Material von Lobelia Rhynchopetalum blieben leider erfolglos.

Wuchsweise der Lobelia Rhynchopetalum. In Semien war es mir trotz eifrigen Suchens nicht gelungen, Keimpflanzen der Baumlobelie zu finden; aller Nachwuchs bestand aus Stockausschlägen. Der mitgebrachte Samen erwies sich aber sechs Wochen nach dem Einsammeln als vorzüglich keimfähig. Die sich entwickelnden Pflänzchen haben deutlich gestielte, verkehrt-eilanzettliche, vorn rundlich-stumpfe Blätter mit dichter, weicher Behaarung und erinnern zunächst weit mehr an gewisse Campanula-Arten als an die ausgewachsene Pflanze. Erst viel später werden die sitzenden, schwertförmigen, langzugespitzten und fast kahlen Blätter gebildet, die so wesentlich dazu beitragen, unserer Pflanze monokotylischen Habitus zu geben.

Die Blätterproduktion ist, einmal eingeleitet, nicht nur eine sehr ergiebige, sondern erfährt nun überhaupt normal keine Unterbrechung mehr, bis sie mit der Blütenbildung definitiv abgeschlossen wird. Der Wechsel der Jahreszeiten hat auf sie nur eine geringe Einwirkung. An gut gewachsenen Stämmen konnte ich in Semien leicht angedeutete Einschnürungen erkennen, die unzweifelhaft die Grenzen der Jahreszuwachse darstellten und einen Schluß auf das Alter der Exemplare zuließen; die Wachtumseinschränkung fällt anscheinend mit dem Ende der Trockenzeit, dem April, zusammen. Bei uns ist die Blattbildung im Spätherbst am lebhaftesten, wenn Verhältnisse herrschen, wie in Semien zur Regenzeit, kühle Witterung bei leidlicher Besonnung, reichliche Niederschläge und etwas Schnee. Leichten Frost verträgt

---

[1]) Über den Stammbau der Djibarra scheint nur eine kurze und wenig bekannt gewordene Arbeit von F. O. Bower (Journal of the Linnean Society, Botany, Bd. 20, S. 440, 1883) vorzuliegen. Soweit hier — an sehr jugendlichem Material von Stockausschlägen — die Entwicklungsgeschichte behandelt ist, habe ich wenig hinzuzufügen, dagegen bedarf die verdienstvolle Arbeit nach der biologischen Seite hin Ergänzungen und Erweiterungen, die sich wesentlich auf ausgewachsene Stücke stützen mußten.

die Pflanze, wobei ihre Blätter steif gefrieren können, aber Temperaturen unter $-4^{0}$ töten sie. Unsere Sommerwärme sagt der Lobelie weniger zu; am meisten leidet sie gegen Anfang unseres Frühlings, anscheinend wegen des allzulange andauernden Lichtmangels. Chronische Ernährungsstörungen müssen es wohl sein, welche um diese Zeit fast bei jedem kultivierten Exemplar eine eigentümliche Krankheit, den Milchfluß, verursachen. Während die gesunde Pflanze einen spärlichen, wässerigen Milchsaft führt, haben die kranken einen solchen Überfluß an dicker, rahmweißer Milch, daß die Milchgefäße platzen und große Ergüsse in das Parenchym erfolgen. Besonders reichlich finden sich solche Laesionen an der Spitze der noch nicht entfalteten Blätter, welche dann verkleben und verjauchen, was in schweren Fällen den Tod der Pflanze zur Folge hat. Ich möchte diese Erscheinung mit der krankhaften Überfüllung mit Assimilaten, die man an im Zimmer gehaltenen Algen im Winter beobachtet, in Vergleich bringen; denn es ist ja mindestens sehr wahrscheinlich, daß die Milchröhren der Pflanzen neben ihrer bekannten Schutzfunktion auch im Dienst des Stoffwechsels stehen.

Übereinstimmend weisen die Beobachtungen an den natürlichen Standorten wie in der Kultur darauf hin, daß Lobelia Rhynchopetalum eine Pflanze von hohem Lichtbedürfnis und niedrigen Temperaturansprüchen ist.

Während sich Blatt auf Blatt bildet und bald ein hoher kompakter Knospenkegel entsteht, der über hundert junge Blätter einschließen kann, bleibt die Achse gestaucht und wächst fast ausschließlich kuchenförmig in die Breite. Erst 18 Monate alte Pflanzen lassen den Anfang einer Stammbildung erkennen: die Narben abgefallener Blätter sind nicht mehr unterirdisch. Aber es vergeht noch ein ganzes Jahr oder mehr, bis anstelle des überwiegenden Dickenwachstums endlich ein regelmäßiges Emporwachsen eintritt und jedes abfallende Blatt die freie Stammoberfläche vergrößert. Das Dickenwachstum ist freilich auch jetzt noch nicht definitiv abgeschlossen, bleibt aber auf sehr geringe Beträge beschränkt; an spät erstarkten Pflanzen findet man dauernd den Stamm unten dünner als oben, und ebenso bleiben an älteren Stämmen, ähnlich wie bei manchen Palmen (z. B. Livistona sinensis), Perioden schlechten Gedeihens als Einschnürungen kenntlich.

Die Blattstellung. Die Blattnarben, die, wie schon erwähnt, die Außenfläche des Stammes lückenlos bekleiden, sind zu rhombenähnlichem Umriß querverzogene Sechsecke. Ihre Breite beträgt 25 bis 30 mm, ihre Höhe schwankt zwischen 4 und 18 bis 20 mm; sie nimmt im allgemeinen mit dem Alter und mit dem Gedeihen der Pflanze zu. Die Orthostichen sind niemals deutlich, unter den Parastichen treten bei verschiedenen Individuen mehr die rechtsansteigenden, bei anderen

die linksansteigenden hervor. Die flachsten Parastichen, oft wenig markiert, verlaufen an den meisten Pflanzen gegen die Gangrichtung des Uhrzeigers; ihre Zahl ist 5 auf den Umfang des Stammes (vgl. Figur 1;

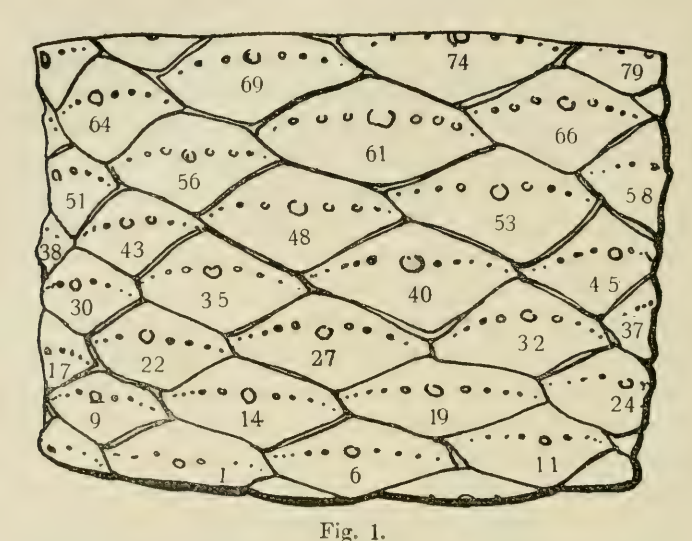



Fig. 1.
Lobelia Rhynchopetalum, Anordnung der Blattnarben an einem dreijährigen Stamm; 1 : 1.

die Blattnarben 1, 6, 11 etc. oder 9, 14, 19, 24 bilden solche Parastichen). Bezeichnet man die Anfangsglieder dieser 5 Parastichen als Angehörige eines Turnus mit den Zahlen 1 bis 5, so kommt Blatt 6 rechts (seltener links) neben 1, um ein weniges erhöht zu stehen; der seitliche Abstand beider Blätter ist $\frac{1}{11}$ des Stammumfanges. Die Parastiche hat also 11 Blätter auf jedem Spiralumgang, und da 5 solcher Parastichen vorhanden sind, kommt erst das 56. Blatt $(5 \times 11 + 1)$ über das erste zu stehen. Nun lehrt aber die Betrachtung junger Keimpflanzen oder des Vegetationsscheitels älterer (Tafel III, Figur 1), daß die 5 Blätter eines Turnus nicht auf einen, sondern zwei Spiralumgänge entfallen; wir erhielten also auf $11 \times 5$ Blätter 22 Spiralumgänge, wenn diese Zahl nicht durch das successive Vorrücken der Blattansatzstellen um 1 vermindert würde. Die Blattstellung ist also $\frac{21}{55}$, bekanntlich ein Glied der Hauptreihe.

Innervation der Blätter. Wenn Lobelia Rhynchopetalum von weitem gesehen namentlich auch durch ihre schwertförmigen Blätter an die Dracaenen erinnert, so verrät sie ihre Dicotylennatur bei genauerer Betrachtung sofort durch die Berippung dieser Blätter. Eine sehr starke, weißliche Mittelrippe durchzieht, am Grunde über 1 cm breit, das 40—60 cm lange Blatt; von ihr zweigen sich nach rechts

und links etwa unter 30° zahlreiche Fiederrippen ab. Diese spalten sich in der Mitte der Spreitenhälfte in zwei ungleiche Äste und lösen sich sodann unfern des Blattrandes in ein polygonales Maschenwerk ohne freie Bündelendigungen in den Feldern auf. Querbrücken stellen Anastomosen zwischen den stärkeren Rippen her; die Träger der letzten Randbögen sind durch weiße Gewebeschwielen geschützt, die wesentlich zur Verstärkung des Randes mit beitragen.

Am Blattgrund ändert sich das Bild. Die Mittelrippe verjüngt sich hier auffallend, indem sie nach beiden Seiten ein paar starke Stränge entläßt, die selbständig in die Stammrinde eintreten (Figur 2, a, Auxiliarstränge); seitlich von diesen verlaufen ein paar schwächere Rippen (Figur 2, s, Seitenstränge), die mit dem System des Mittel-

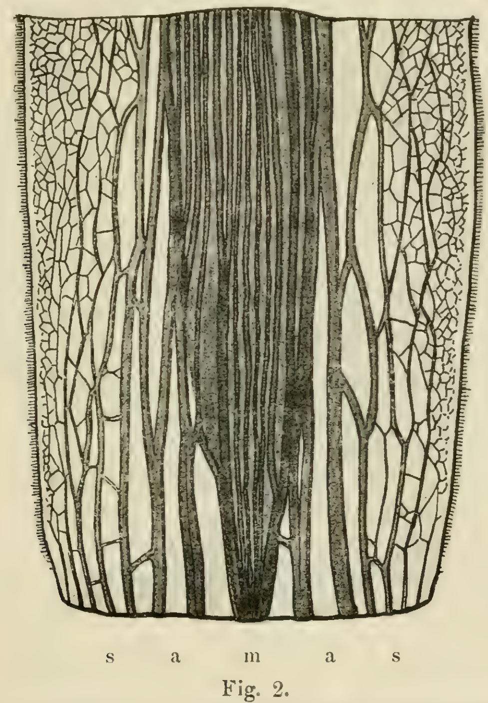



Fig. 2.

Bündelverlauf im Blattgrund, nach Ablösung des Parenchympolsters von der Außen-(Unter-)Seite gesehen, 3 : 1; m Mittelstrang, a Auxiliarstränge, s Seitenstränge.

stranges (m) nur durch Brücken verbunden sind und die Flügel des Blattgrundes innervieren. Ein Querschnitt durch den untersten Teil des Blattgrundes (Figur 3, a) zeigt neben der Mittelrippe, die hier nur mäßige Stärke hat, jederseits etwa sieben schwächere Bündel[1]),

---

[1]) Nicht bloß 2, wie Bower (l. c.) irrtümlich angibt.

von welchen die proximalen als Auxiliarstränge höher oben in die Mittelrippe einmünden, während die distalen freie Seitenstränge darstellen. Etwa 1 cm höher (Figur 3, b) sieht man die Mittelrippe nach Aufnahme der Auxiliarstränge zu bedeutendem Umfang herangewachsen; in den Flügeln, die hier allmählich in die Spreite übergehen, findet man immer noch etwa sieben Bündel jederseits, da sich inzwischen die Seitenstränge gegabelt haben. Die Querschnitte zeigen ferner

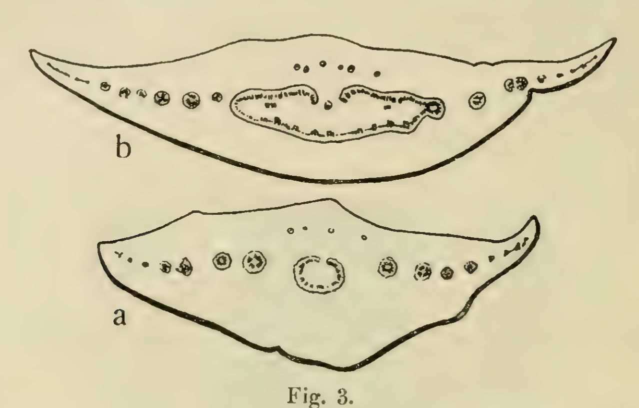



Fig. 3.
Gefäßbündelverteilung am Blattgrund (a) und 1 cm darüber (b); 3 : 1.

oberhalb der Mittelrippe eine kleine Zahl sehr schwacher Gefäßbündel, welche sich höher hinauf hin und wieder gabeln oder auch zusammenlegen; sie mögen als Supracostalbündel bezeichnet werden (Figur 3, a und b). Endlich erscheint erwähnenswert, daß die auf dem Querschnitt hufeisenförmige Mittelrippe einen starken Parenchymkörper wie ein Mark umschließt, in welchem häufig aberrante Stränge beobachtet werden, besonders in der Öffnung des Hufeisenringes (Figur 3, b).

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die Mittelrippe außerordentlich früh im Blatthöcker entsteht und schon als Procambiumstrang relativ stark ist (Tafel III, Fig. 1). Sodann werden die Auxiliarstränge in zentrifugaler Folge angelegt; sie entstehen gesondert und spalten sich nicht etwa von der Anlage der Mittelrippe ab. Während nun die Partien um die erstgebildeten Gefäßbündel ihren meristematischen Charakter verlieren, bleibt dieser in den Flügeln der Blattanlage sowie in einem Streifen über der Mittelrippe noch eine Weile erhalten; hier treten die Seitenrippen und die Supracostalstränge wiederum als eigene Bildungen auf. — Mit fortschreitendem Längenwachstum des jungen Blattes verlängern sich auch die angelegten Gefäßbündel; es vereinigen sich die Auxiliarstränge mit der Mittelrippe, und diese entsendet als Auszweigungen die Fiederrippen. Der definitive Zustand wird jedoch in der Blattspitze zuerst erreicht, und

so ist nur die Anlage der Blattnervatur akropetal, ihre Ausbildung aber, wie üblich, basipetal.

Der Blattspurverlauf. Es ist wohl ohne weiteres klar, daß eine Pflanze mit so komplizierter Blattstellung und so zahlreichen Einzelsträngen, die aus jedem Blatt in den Stamm treten, keinen sehr einfachen Blattspurverlauf besitzen kann. In der Tat wird die fleischige Rinde der Lobelia Rhynchopetalum in allen Richtungen von einer sehr großen Zahl sehr verschieden gestalteter Gefäßbündel durchzogen. Unsere Figur 4, welche den Stammquerschnitt noch



Fig. 4.
Querschnitt eines jungen Stammes mit noch anhaftenden Blättern. Die schwächeren Gefäßbündel und die Phloëmteile der stärkeren sind, der Übersichtlichkeit wegen, fortgelassen. 1,5 : 1.

innerhalb der beblätterten Zone darstellt, gibt eine Vorstellung von der Komplikation des Baues, und dabei sind in dieser Figur die schwächeren Gefäßbündel ganz und von den stärkeren die Phloëmteile fortgelassen worden. Man erkennt wohl, daß der innere geschlossene Holzzylinder die Mittelstränge der Blattspuren aufnimmt, wie dies aber erfolgt und welches der Verlauf der übrigen Stränge ist, die in ihrer Gesamtheit den offenen Bündelzylinder der Rinde bilden, ist recht schwer zu verfolgen. Wie man die Schnitte auch orientiert, man trifft immer nur ein Gewirr von Strängen, die, in jeder Richtung des Raumes verlaufend, bald mit anderen verschmelzen, bald

die unerwartetsten Biegungen machen, hier stark anschwellen, dort sich in feinste Äderchen verlieren.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse natürlich nahe dem Stammscheitel, da, wie wir wissen, hier zunächst nur die Mittelrippen in Betracht kommen, — alle übrigen Stränge der Blattspur entstehen ja erst später. An Serienquerschnitten des Vegetationskegels, die das Mikrotom aus Paraffinmaterial lieferte, sieht man aus jeder Blattanlage einen Strang — eben die Mittelrippe — in geradem Verlauf in den Stamm treten und sich hier in einer kuppelförmig gewölbten Gewebeplatte auflösen. Diese Platte, in welche keine anderen Bündel einmünden, ist nichts anderes als der jüngste Teil des inneren Holzzylinders, den Figur 4 zeigte. Die Wölbung ist am Scheitel geschlossen, allerdings nur durch meristematische Zellen. Unsere Figur 2 auf Tafel III gibt eine körperliche Rekonstruktion der Kuppelwölbung mit den Ansätzen der Blattspuren, aus dem überlagernden Rindenparenchym (resp. dem Meristem, aus welchem jenes entsteht) befreit; sie ist aus 72 Serienschnitten von 20 μ Dicke gewonnen und zur Erhöhung der plastischen Wirkung in schräger Seitenansicht dargestellt. Man erkennt, daß die Wölbung nicht ganz regelmäßig ist, weil jeder Blattspureintritt eine gewisse Deformierung seiner Umgebung mit sich bringt. Die Spuren stehen, wie die Blätter, auf fünf gegen den Vegetationspunkt konvergierenden Schneckenlinien; es sind dies die uns bereits bekannten flachsten Parastichen (z. B. 1, 6, 11, 16 . . . der Textfigur 1). In der Scheitelregion findet man den Winkel, den benachbarte Blattanlagen einer Parastiche zwischen sich einschließen, im Mittel zu 145°; die Divergenz ist hier also schon offenbar die gleiche, wie später, nach dem Herumrücken der Blätter von dem ungefähr horizontalen Scheitel auf die vertikalen Stammseiten. Denn da 11 Blätter einen Spiralumgang bilden, so berechnet sich der Winkel, den die Tangenten ihrer Ansatzstellen einschließen, auf 147° 31′ 55″.

Die jüngsten der in die gewölbte Platte einmündenden Stränge enthalten noch keine Gefäße, haben vielmehr noch durchaus Procambiumnatur; ebenso ist die Platte selbst am Scheitel noch meristematisch. Sie besteht hier aus einer einfachen, aber ununterbrochenen Lage kleiner isodiametrischer Zellen, die sich, in größerer Entfernung vom Pol, in der Richtung der Meridiane strecken. Dieser Schicht setzen sich die Blattspuren mit verbreitertem Fuß an, treten dann halb durch sie hindurch und bilden nun nach innen, gegen das Mark zu, vorspringende Längswülste, die sich allmählich verflachen. Bald ist das Gefäßbündel als solches nicht mehr kenntlich; man sieht nur radialgestellte Xylemplatten, denen nach außen ebensolche Phloëmplatten entsprechen, und neben ihnen schmale Parenchymstreifen, welche aus

den Zellen der Gewölbeschicht, vorwiegend durch tangentiale Teilungen, entstanden sind; Markstrahlen der üblichen Art fehlen[1]). Nach Bildung eines normalen Cambium beginnt dann das Dickenwachstum, über das unten noch einige Worte zu sagen sind.

Etwas genauer mag noch der Spureintritt in den Ring geschildert werden. Die Einzelradien des Bündelzylinders, die leicht geschlängelten Verlauf haben (Figur 5) und durch Gabelungen oder kurze Querbrücken seitlich miteinander in Verbindungen stehen, weichen zur Aufnahme einer Blattspur weiter auseinander. Diese besteht aus etwa zwölf nach außen divergierenden Xylem-Phloëmplatten. Von ihnen legen sich die äußersten sofort an die benachbarten Bögen des Bündelzylinders an, die inneren dagegen verlaufen, sich untereinander vereinigend, eine Strecke selbständig, um endlich ebenfalls von den Strängen des Zylinders aufgenommen zu werden. Seitlich und unterhalb eines jeden Spureintrittes erhebt sich das Bündelrohr zu zwei lippenartigen Erhöhungen, die nach außen vorgewölbt sind, während die Spur selbst nach innen einspringt. Oberhalb des Spureintrittes bleibt ein dreieckiges Parenchymfeld frei.

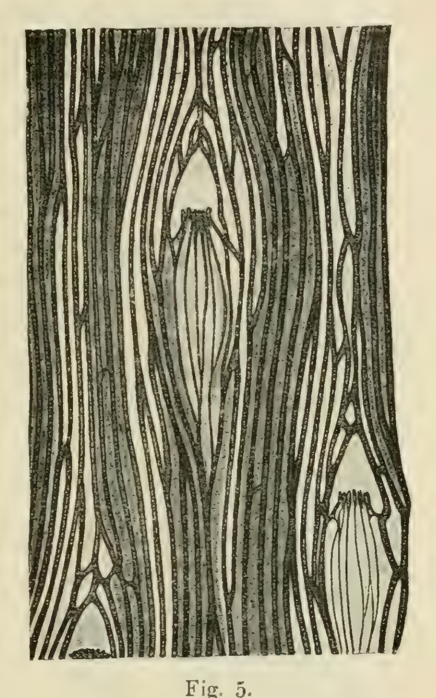


Fig. 5.
Außenansicht des geschlossenen Holzzylinders mit Eintrittsstellen von Blattspursträngen; 4 : 1.

Weit komplizierter ist das Verhalten der seitlichen Stränge der Blattspur nach ihrem Übertritt in den Stamm. An jüngeren Teilen, wo diese Stränge sich untereinander noch kaum unterscheiden, war es mir unmöglich, klare

---

[1]) Der Mangel an echten Markstrahlen und die Bildung eines nur aus Xylemplatten mit alternierenden Parenchymstreifen bestehenden Holzringes, der in seiner Gesamtheit als ein einziges, hohlzylindrisches Gefäßbündel betrachtet werden könnte, ist schon den älteren Pflanzenanatomen von zahlreichen krautigen Pflanzen bekannt gewesen. In der Liste, die de Bary [Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane, 1877, S. 472] gibt, finden wir auch die verwandte Lobelia syphilitica und eine andere Campanulacee, Campanula Vidalii. Hier ist auch die Entstehungsweise zutreffend geschildert.

Vorstellungen von ihrem Verlauf zu gewinnen. An älteren Stücken findet man die Stränge dadurch differenziert, daß die einen ein starkes, andere ein schwächeres Dickenwachstum erfahren haben, während wieder andere anscheinend unverändert geblieben sind. Zerlegt man solche Stücke in Serien ziemlich dicker Schnitte, die man nach Bedarf mit Glycerin aufhellen kann, und zeichnet man die in jedem Schnitt getroffenen Bündel auf durchsichtiges Papier, so erhält man durch Aufeinanderlegen der Blätter ein leidlich klares Bild.

Ein durch zwei Radialschnitte begrenztes Keilstück (außen 5 mm dick) aus einem dreijährigen Stammteil zeigt unter der starken Korklage (Figur 6, k) hin und wieder einen Blattspurmittelstrang (Fig. 6, m), der die ganze Rinde in gleichförmigem Bogen durchsetzt und in den geschlossenen Holzring (c) eintritt. Unterwegs nimmt er an zwei Stellen Seitenstränge auf, zunächst einige sehr schwache, weiterhin einige stärkere. Die ersteren stehen mit den dünnen, durch die äußeren Rindenlagen vagabundierenden Bündeln in Verbindung, die letzteren verlaufen, wiederholt gegabelt, durch die Mitte der Rinde und legen sich endlich an sehr starke Stränge an, welche durch gewellten Längsverlauf und knorrige Verzweigung auffallen. Nur von den mittelstarken und den schwachen Strängen gehen direkte Bögen nach außen zu den Blättern; es sind dies die uns bekannten Auxiliarstränge (Fig. 2 u. 6, a) und die Seitenstränge (Fig. 2 u. 6, s) der Blattspuren.

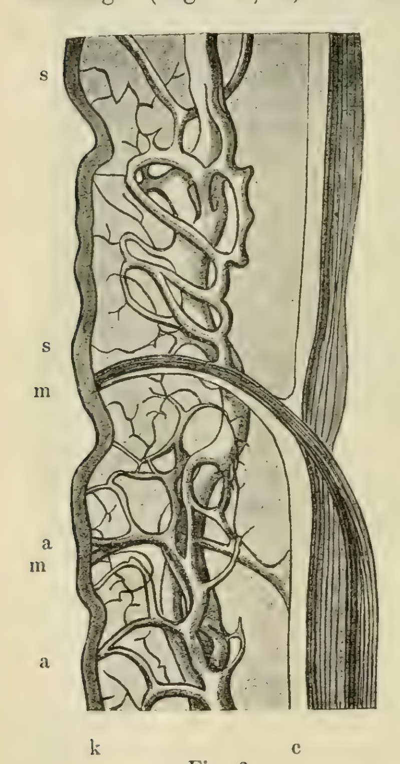


Fig. 6.
Gefäßbündelverlauf in einem keilförmigen Stück eines dreijährigen Stammes; 1,5 : 1.
(Buchstabenerklärung im Text.)

Mit den Radialschnitten vergleichen wir die tangentialen. Hier erscheint das Stranggewirr weit schwerer zu analysieren; es wurden deshalb die äußeren und die inneren Lagen gesondert dargestellt (Tafel III, Fig. 3 und 4). Nahe unter der abgehobenen Korkschicht erkennt man die Blattspur noch wieder: den hufeisenförmigen Querschnitt des Mittelstranges und zu seinen Seiten, weniger deutlich, die Auxiliar- und Seitenstränge. Was zunächst diese letzteren angeht, so verzweigen sie sich, als ganz dünne Bündel, auch in der Außenrinde,

wie im Blattgrund; sie vereinigen sich aber stets irgendwo mit den Auxiliarsträngen benachbarter Blattspuren. Über jedem Mittelstrang findet man nahe der Peripherie auch die Supracostalbündelchen wieder; sie treten untereinander und mit den nächstgelegenen Auxiliarsträngen in Verbindung und entsenden einen aufsteigenden Ast, welcher bis in die Basis des nächst höher gestellten Blattes eindringen kann. Auf seiner Unterseite nimmt das Mittelbündel 2—4 ganz schwache Stränge auf, Auszweigungen der benachbarten Auxiliarstränge; sonst beteiligt es sich nicht an der Netzbildung in den äußeren Rindenlagen (Tafel III, Fig. 3).

Am interessantesten, aber auch am schwersten zu verfolgen ist das Verhalten der Auxiliarrippen. Nach ihrem Eintritt in den Stamm gabeln sie sich sofort, zum Teil mehrmals (Fig. 6, a unten und Tafel III Fig. 3, rechts und links der Mittelstränge). Die Gabeläste verlaufen bogig, teils gegen das Innere des Stammes zu, teils als Quergürtel etwa parallel der Oberfläche; diese letzteren Strangstücke bilden reichliche Verbindungen zwischen den Auxiliarsträngen sowohl innerhalb des gleichen Blattspursystems, wie auch benachbarter. Die in die Tiefe dringenden Äste dagegen münden in ein sehr weitmaschiges Bündelnetz ein, von dem man in Figur 3, Tafel III, ein Stück als unterste Lage sieht. Während die weiter außerhalb gelegenen Teile des gesamten Strangnetzes keine bevorzugte Streckungsrichtung zeigen und auch die einzelnen Bündelkomplexe an korrespondierenden Orten nur ganz ungefähr ähnliche Konfigurationen bilden — selbst rechts und links der gleichen Mittelrippe findet man keine Spiegelbildgleichheit, wie ja auch beide Blattseiten zu den Nachbarblättern verschiedene Beziehungen haben —, so erkennt man an dem eben genannten weitmaschigen Netz eine wenigstens teilweise deutliche Streckung in der Richtung einer von links nach rechts ansteigenden Spirale, welche in ihrer Lage etwa der steilsten gleichgerichteten Blattparastiche entspricht (vgl. Fig. 1, Blatt 6, 40, 74 . . .).

Etwas tiefer in der Rinde liegen die schon erwähnten stärksten Stränge. Das Flächenbild lehrt, daß sie zu zweien nebeneinander und, durch zahlreiche kurze Brücken verbunden, von rechts unten nach links oben verlaufen (Tafel III, Fig. 4). Offenbar ist ihre Richtung durch die steilste der gleichsinnigen Blattparastichen bestimmt — es ist dies die Parastiche 6, 27, 48, 69 unserer Figur 1 —, denn die Mittelstränge eben dieser Blätter treten in dem Zwischenraum zwischen je zwei Strangpaaren durch die Rinde. Ja sie setzen sich mit den benachbarten Doppelsträngen durch breite Querbrücken in Verbindung, so daß leidlich regelmäßige Parallelogramme entstehen. Von den Kurzseiten derselben, also von den hier durchlaufenden Mittelsträngen aus, gehen nach oben einige stärkere, nach unten eine schwache

Rippe aus, die sich mit anderen Teilen des Strangsystems vereinigen. Als innerste Lage des Gesamtnetzes folgt endlich eine Serie von Strängen, die wieder nach rechts ansteigen und zu den Parallelogrammen die kürzeren Diagonalen bilden (Abbild. 4 auf Tafel III).

Außer den genannten, gibt es nun noch weitere, meist schwache Stränge in der Rinde, welche in ihrer Richtung die größte Mannigfaltigkeit zeigen. In den Figuren konnten sie nicht alle eingezeichnet werden, da sie das Bild bis zu völliger Unübersichtlichkeit kompliziert haben würden.

Etwas anders stellt Bower (l. c. S. 443), vorwiegend nach sehr jungem Material, den Strangverlauf dar. Er bemerkt, daß innerhalb jeder Blattspur, kurz nach ihrem Übertritt in den Stamm der Mittelstrang zunächst mit dem benachbarten, sodann mit dem nächst äußeren Paar der Auxiliarstränge durch einen Quergürtel in Verbindung tritt, und daß dann die wieder in ein Bündel gesammelte Blattspur zum inneren Holzzylinder läuft. Unabhängig von diesen Strängen sollen dann später inmitten des Rindenparenchyms Rindenstränge entstehen, welche in steiler Spirale aufsteigend, die vereinigten Blattspuren durchtreten lassen, sich mit ihnen aber auch durch Brücken in Verbindung setzen.

„Das Ergebnis ist, daß in älteren Stämmen der Anschein entsteht, als ob die seitlichen Stränge der Blattspur ursprünglich von dem Netzwerk der Rindenstränge abgegeben wären, während in Wahrheit das Rindensystem später entstanden ist und die früher gebildeten Strangsysteme der successiven Blätter miteinander verbindet“.

In der Tat kann man die „Rindenstränge“ Bowers — es sind nur die von mir als „stärksten“ Stränge bezeichneten — nicht bis zum Vegetationsscheitel hinauf verfolgen; sie entstehen wirklich später als die Medianstränge der Blattspuren, wie ja auch im Text erwähnt wurde. Dagegen bilden sie sich, soweit ich feststellen konnte, gleichzeitig mit den Auxiliarsträngen, und ich halte sie auch für nichts anderes, als die im Stamm abwärts verlaufenden Fortsetzungen derjenigen Teile der Auxiliarstränge, welche nicht mit den Mittelsträngen fusionieren. Es scheint Bower entgangen zu sein, daß die Auxiliarstränge sich nach ihrem Übertritt in den Stamm ein- bis zweimal gabeln, und daß es nur die schwächeren Zweige sind, die sich dem Mittelstrang anlegen, während die stärkeren sich schließlich zu den erwähnten „stärksten“ Strängen sammeln. Da es mir, trotz besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit, nicht gelungen ist, unfern des Vegetationsscheitels freie Endigungen der präsumptiven Rindenstränge aufzufinden, so kann ich sie nur für Teile der Blattspur halten, die allerdings durch sekundäres Dickenwachstum zu großer Selbständigkeit gelangen und ihrer Funktion nach sehr wohl als Rindenstränge be-

zeichnet werden können. Allzugroßer Wert ist übrigens der Unterscheidung von Spur- und Rindensträngen wohl nicht beizumessen, wenn auch die letzteren mit der Spur reichlich in leitender Verbindung stehen.

Die Stammbasis. Während junge Pflänzchen der Lobelia Rhynchopetalum eine anscheinend völlig normale Achse besitzen, die in der üblichen Weise in die Keimlingswurzel übergeht, findet man ältere Stämme unmittelbar über dem Wurzelhals schon so stark angeschwollen, daß sie nach unten eine fast horizontale Abschlußfläche aufweisen, welche in ihrer ganzen Ausdehnung mit rübenförmigen Wurzeln bedeckt ist; die ursprüngliche Hauptwurzel scheint zugrunde gegangen zu sein. Die so auffallend gestutzte Stammbasis weicht in ihrem inneren Bau von dem oben beschriebenen ab[1]). Der geschlossene Bündelzylinder ist hier relativ mächtiger und umschließt ein schwächeres Mark; er geht unten direkt in die Zentralzylinder der Wurzeln über, während die Rindenstränge sich nicht an die Wurzelbündel anlegen. Sie bilden sich, wie Bowers Figur sehr schön zeigt, aus den Auxiliarsträngen, entsenden Brücken gegen die benachbarten Mittelstränge und verlaufen zunächst in flachen, fast horizontalen Ringbögen, dicht unter der abschließenden Korkschicht. In dem Maße, wie sich die an der Stammbasis sehr niedrigen und sehr dicht gestellten Blattansätze allmählich erhöhen, steigen auch die Rindenstränge steiler an, da sie ja zwischen sich die Mittelstränge der Blattspuren durchlassen müssen. So werden sie zu den uns bereits bekannten, linksansteigenden, stärksten Strängen des Rindenbündelsystems. Sie biegen allmählich mehr in die Tiefe des Rindengewebes und schaffen so den Platz für die schwächeren Stränge, welche sich, in immer steigender Mannigfaltigkeit, von ihnen abspalten.

Es ergibt sich somit, daß die Rindenbündel als nicht in den Zentralzylinder tretende Spurstränge zu deuten sind, die mit den Wurzeln nur durch Vermittelung anderer Teile der Blattspur und des Zentralzylinders selbst in Verbindung stehen.

Sekundäre Veränderungen am Stamm. Wie bereits erwähnt, beginnt das Längenwachstum der Stämme erst, nachdem die bis dahin gestauchte Achse erhebliche Dicke erreicht hat. Da dieselbe dann zudem schon von einer mächtigen und wenig dehnbaren Korkschicht umgeben ist und Borkenbildung fehlt, so ist ein beträchtlicher Dickenzuwachs kaum mehr ohne Laesionen möglich. An einigen Stämmen fand ich Längsrisse in der Korkhülle, die eine nachträgliche Verdickung des Stammes verrieten[2]); häufiger ist nichts derart

---

[1]) Das Bild eines Querschnittes aus der Stammbasis gab Bower (l. c. Tafel 38, Fig. 4).

[2]) Einen extremen Fall dieser Art hat Bower (l. c. Tafel 37) abgebildet.

zu erkennen. Gleichwohl finden im Innern des Stammes stets sekundäre Veränderungen statt, welche vorwiegend statische Bedeutung haben.

Wenn man auch eine erwachsene Lobelie trotz ihres schenkeldicken Stammes mit den Händen umzubrechen vermag, so kann sie als Hochgebirgspflanze von stattlicher Größe und erheblicher Belastung durch den Blätterschopf und die riesige Infloreszenz gewiß nicht ohne gewisse Einrichtungen zur Verstärkung ihrer Standfestigkeit auskommen. Am meisten mag in dieser Richtung das Hohlwerden der Stämme von Nutzen sein, weil es den Schwerpunkt des ganzen oberirdischen Systems herabrückt. Die Stammhöhle beginnt erst 1—2 Dezimeter über dem Grunde, als zunächst enger Kanal, der sich nach oben allmählich erweitert. Die Inflorenszenzachse, die von außen einem gewaltigen Kolben gleicht, — man möchte glauben, daß sie einige Zentner wiegen müßte, — ist verhältnismäßig sehr leicht, da ihre kaum 1 cm dicken Wände eine große Höhle umschließen, weit genug, daß man bequem den Arm im Ärmel hinein führen kann. Auch daß zur Blütezeit der Blätterschopf bereits zu vertrocknen beginnt um vor der Samenreife abzufallen, entlastet den Stamm.

Innerlich wird die Achse, der ja anderes mechanisches Gewebe fehlt, nur durch sekundäre Holzbildung verstärkt, für welche der Platz größtenteils durch Zusammenpressung des Rindenparenchyms geschaffen wird. Der innere, geschlossene Holzzylinder wächst, einmal angelegt, anscheinend kontinuierlich weiter, wenigstens sind Grenzen weder zwischen primärem und sekundärem Holz noch zwischen einzelnen Jahresproduktionen zu erkennen. Dieser Befund entspricht der das ganze Jahr hindurch ununterbrochenen Blattbildung. Der geschlossene Holzzylinder wächst aber so langsam in die Dicke, daß er, auch in den ältesten Stämmen, wohl eine Stärke von 1 cm nicht erreicht. Dafür treten in den äußeren Teilen der die Xylemplatten trennenden Parenchymstreifen verdickte und grobporig-getüpfelte Zellen, Bracheïden, auf, die, obwohl kaum verholzend, dem Holzkörper doch als Kittmasse dienen müssen.

Die stärkeren Rindenstränge haben ein etwas ausgiebigeres Dickenwachstum. In ihnen ordnen sich die einzelnen Xylem-Phloëmplatten radial um eine Mittelachse; sodann tritt ein normales Cambium auf, überbrückt die trennenden Parenchymradien, und nun wächst solch ein Bündel genau so, wie sonst im Dicotylenstamm das Bündelrohr. Bald aber wird die Produktion des Cambiums exzentrisch, an der der Stammoberfläche genäherten Seite gefördert; später wachsen die Stränge vorwiegend tangential aus. Zuletzt finden wir sie bandförmig und seitlich vielfach anastomosierend; in ihrer Gesamtheit bilden sie nun ein derbes und ganz regelmäßiges Netzmaschengeflecht, durch

das in engen Lacunen die Mittelstränge der Blattspuren hindurchtreten. Unzweifelhaft trägt dieses holzreiche System bei seiner peripherischen Lage wesentlich zur Festigung der Stämme bei.

Die schwächeren Rindenstränge beteiligen sich, wie schon erwähnt, teils sehr wenig, teils garnicht an der Holzvermehrung, aber sie obliterieren auch nicht; ihre Funktion dürfte also keine statische sein.

Die Wurzeln. Das Wurzelsystem unserer Lobelie bietet wenig Bemerkenswertes. Es besteht ganz oder überwiegend aus Adventivwurzeln, die fleischig und zum Teil an ihren oberen Enden rübenartig angeschwollen sind. Je nach der Stärke schwankt die Zahl der primären Xylemradien zwischen 3 und 7. Die zarte Endodermis verkorkt anfangs nur auf ihren Radialwänden und vermag dem sekundären Dickenwachstum des Zentralzylinders lange Zeit durch tangentiale Zellstreckung zu folgen; endlich verkorkt sie vollständig. In der Wurzelrinde fallen schon frühzeitig tangential gestreckte Spalten auf, Interzellularen, gegen welche die benachbarten Zellen dornartige Fortsätze — einen Ersatz für innere Wehrhaare — treiben. Inmitten des Rindenparenchyms sieht man an den oberen Teilen stärkerer Wurzeln Inseln kleinzelligen Gewebes auftreten, aus dem sich in noch näher zu ermittelnder Weise Wurzelknospen bilden. Sie liegen oft in großer Zahl in der Wurzelrinde zwischen den beiden stark verkorkten Schichten der Endodermis und des Periderms und sind selbst durch eine sehr resistente Cuticula geschützt. Zu den Strangsystemen des benachbarten Zentralzylinders zeigen sie keine Lagebeziehungen; Rindenstränge fehlen den Wurzeln durchaus. Auffallend erscheint, daß die Achse dieser Knospen allgemein der Tangente statt dem Radius der Tragwurzel gleichgerichtet ist. (Tafel III, Fig. 5.) Normal scheinen die Wurzelknospen nach Ausbildung von 3—8 Blättern zu ruhen, bis die Achse nach der Samenreife oder einer Beschädigung abstirbt; in den Kulturen findet man aber, vielleicht als Folge schlechter Vegetationsbedingungen, ein reichliches Auswachsen der Knospen, aus welchen man die Lobelie leicht gärtnerisch vermehren kann.

In Parenthese mag hier erwähnt werden, daß die Achselknospenbildung am Stamm sehr reduziert ist. Nur wenige Male sah ich an der Stammbasis einzelne, schlecht ausgebildete Augen. Wenn sie noch von der Erde bedeckt werden, so vermögen sie auszuwachsen; in der oberen Region meiner Stämme fand ich aber nicht einmal die Anlagen von Achselknospen. Man möchte daher vermuten, daß die Lobelia Rhynchopetalum das Vermögen der Wurzelknospenbildung gewissermaßen als Ersatz für den fast vollständigen Verlust ihrer normalen Dicotyledonenverzweigung ausgebildet habe.

Das Blatt. Wenn aus dem anatomischen Bau einer Pflanze Rückschlüsse auf ihre biologische Stellung gezogen werden sollen, so

ist natürlich auch das Blatt zu berücksichtigen. Bisher ist aber nur von dem Leit- und Stützgewebe des Blattes die Rede gewesen.

Unsere Lobelie hat beiderseits Palisadenparenchym, was damit zusammenhängen mag, daß die Pflanze stets freisteht, also allseitigen Lichtzustrom hat, und daß die Blätter erst geraume Zeit nach ihrer Entfaltung in horizontale oder noch stärkere Neigung kommen. Das Palisadenparenchym bildet aber innerhalb des Blattes (Figur 7) weite

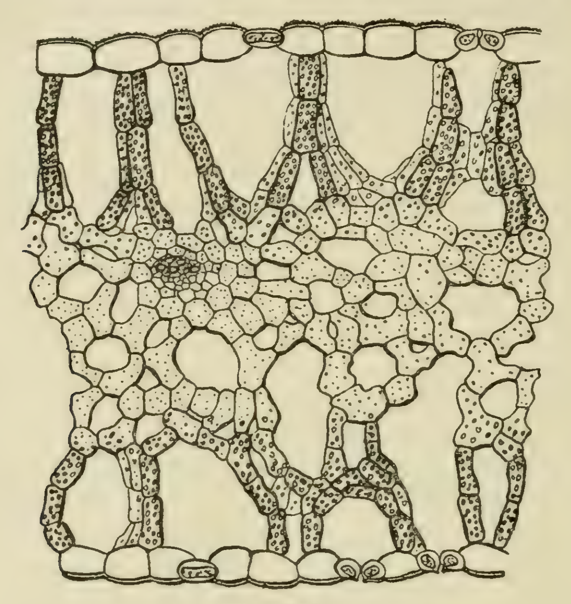


Fig. 7.
Blattquerschnitt (Fragment); 100 : 1.

Kammern, deren Wände aus drei, seltener vier Lagen superponierter Zellen bestehen. Beide Epidermen, besonders aber die der Unterseite, sind reich an nicht versenkten Spaltöffnungen, die natürlich über (resp. unter) den Palisadenkammern stehen. Die Cuticula ist dünn und auf der Oberseite durchweg, an der Unterseite nur stellenweise mit Rillen versehen. Diese Beschaffenheit deutet darauf hin, daß die Cuticula weniger als mechanische Stütze der Epidermis dient, denn als Schutz gegen Benetzung, welche bei der großen Laubmasse und dem statisch schlechten Stammbau der Baumlobelie im Regensturm gefährlich sein müßte. Die Benetzbarkeit wird ferner von einem allerdings nur schwachen Wachsüberzug herabgesetzt.

Von Interesse ist auch die Funktion der kurzen, derben Haare, welche an erwachsenen Blättern nur spärlich, an jungen aber in dichter Stellung gefunden werden. Wie man sich an Querschnitten durch den kompakten Knospenkegel leicht überzeugt, halten die querabstehenden

Haare die zahlreichen, in der Knospe vereinigten Blätter in gewisser Distanz voneinander und schaffen so die Möglichkeit eines geregelten Gasaustausches. Die Mehrzahl der Haare ist entsprechend dieser Sperrfunktion an der Spitze rechtwinklig umgebogen. Ähnliche Sperrhaare finden sich bekanntlich in Schließblättern, z. B. denjenigen der Stipa tenacissima.

Das Assimilat der Lobelien ist Inulin, doch führen die Gefäßbündel wohlgefüllte Stärkescheiden, und auch die Schließzellen der Spaltöffnungen enthalten Stärke. An diesen beiden Stellen kann also das Inulin keinen Ersatz für Amylum liefern. Die Stärkekörner in den Bündelscheiden dürften Statolithen sein. Die Chloroplasten der Palisadenzellen sind dauernd stärkefrei, ebenso die Milchsaftgefäße.

Die biologische Stellung der Lobelia Rhynchopetalum. Versuchen wir nun unserer Pflanze auf Grund ihrer Anatomie ihre biologische Stellung anzuweisen, so deutet zunächst die Beschaffenheit des Blattes an, daß wir es mit einer mäßig hygrophilen Art zu tun haben. Die zahlreichen und über beide Blattseiten verteilten Spaltöffnungen müssen, zumal sie jedes besonderen Schutzes entbehren, eine ausgiebige Transpiration vermitteln. Die lockere Stellung der Palisadenzellen, der unsere Pflanze ihr fahles Grün verdankt, wird gleichfalls die Verdunstung befördern, während sie andererseits doch wohl auch zu dem dichten Stand der Blätter und ihrem hohen Lichtgenuß in Beziehung steht. Da endlich die Haarbedeckung ihrer Ausbildung nach nicht als Transpirationsschutz angesprochen werden kann, so müssen wir annehmen, daß die Lobelia Rhynchopetalum an ihren natürlichen Standorten stets genügend Wasser zur Verfügung hat, um eine kräftige Transpiration zu unterhalten.

Sehr zweifelhaft aber muß es sein, ob es die direkte Wasserversorgung aus dem Boden ist, die hier vorherrscht. Über die Regenmengen und die noch wichtigere Frage ihrer zeitlichen Verteilung in den abessinischen Hochgebirgen stehen mir Angaben freilich nicht zur Seite — vielleicht fehlen sie noch ganz. Aber unsere Lobelie teilt, wie eingangs erwähnt, ihre Standorte mit einer ausgeprägt xerophytischen Vegetation. Sie verfügt zwar über zahlreiche und fast fleischige, nicht aber über tiefgehende Wurzeln; sie wird also aus dem torfigen Boden, in dem sie gedeiht, zur feuchten Zeit reichlich Wasser aufnehmen können, zur trockenen dagegen vorwiegend auf ihre eigenen Vorräte angewiesen sein.

Wie die rübenförmigen Wurzeln, so weist der Stamm mit seinem Parenchymreichtum auf das Vorhandensein eines Speicherbetriebes hin, doch bleibt zu untersuchen, ob es sich um eigentliche Wasserspeicherung handelt. Unsere Pflanze produziert ja als Abschluß ihrer Vegetation eine kolossale Infloreszenz, und ihr Reservematerial, das

sie zu dieser Leistung vielleicht schon lange vorher anzuhäufen beginnt, ist Inulin, das zu seiner Lösung bedeutender Wassermengen bedarf. So ist die Wasserspeicherung im Stamm vielleicht nur ein Mittel zum Zweck der Inulinansammlung.

Doch dieser Annahme stehen große Bedenken entgegen. Denn der Lobelienstamm ist nicht nur an saftigem Parenchym, sondern auch an Gefäßbündeln sehr reich. Diese aber weisen, da sie als statischer Apparat eine zu ihrer Massenentfaltung geringe Leistungsfähigkeit besitzen, auf desto ausgiebigere Leitungsvorgänge hin. Zur einmaligen Aussaugung des Parenchyms, das natürlich seinen Reservestoffgehalt an die Reproduktionsorgane abzugeben hat, müßte wohl ein weit einfacherer Apparat genügen, auch wäre nicht zu ersehen, warum alle Teile der Leitungsbahnen gerade an die Blättter angeschlossen sind.

Daß diese Überlegungen berechtigt sind, lehrt das unten zu besprechende Verhalten anderer Baumlobelien, welche gleichfalls Inulin führen, dabei aber recht arm an Parenchym sind. Wir haben in Lobelia Rhynchopetalum eine Art vor uns, die an Orten, welche sonst nur Xerophyten ihre Lebensbedingungen gewähren, eine große und lebhaft transspirierende Laubmasse tragen kann, weil sie für deren bedeutenden Wasserbedarf im eigenen Körper genügende Reserven führt, — eine Pflanze also, die in ihrem Laub hygrophil, in ihrem Stamm xerophil ist.

Wenn es ferner auffallend erscheinen mußte, daß unsere Lobelie eine immergrüne Laubmasse trägt, obwohl sie dem Gefrieren ausgesetzt und durch Schnee kaum geschützt ist, so gibt vielleicht der eigentümliche Bau der Pflanze auch hierfür die Erklärung. Denn beim Gefrieren verlieren die Zellen Wasser und brauchen, wenn sie beim Auftauen keinen Schaden haben sollen, raschen Ersatz. Es ist wohl wahrscheinlich, daß bei den geringen Kältegraden, die in unserem Fall allein in Frage kommen, und der Beschränkung der Frostperioden auf die kurzen tropischen Nächte, der durch dicken Kork isolierte Stamm nicht mitgefrieren wird, ja daß vielleicht schon die Blattmittelrippen, welche ja ungewöhnlich kompakt gebaut sind, vom Frost verschont bleiben. Unter diesen Voraussetzungen, deren Prüfung mir zurzeit leider unmöglich ist, könnte wohl der Wasservorrat des Stammes, da er den Blättern durch ein hochentwickeltes Leitsystem gut zugänglich ist, ein Mittel zur Abwehr von Frostschäden darstellen.

Betrachtet man die Anordnung der Leitelemente im Lobelienstamm unter dem Gesichtspunkt der Wasserversorgung des Blätterschopfes, so erscheint sie nicht mehr ungewöhnlich, sondern durchaus zweckmäßig. Von den Wurzeln gehen direkte Bahnen im geschlossenen Holzzylinder zu den Blättern. An die jedes einzelne Blatt versorgenden Mittelstränge sind aber Nebenleitungen angeschaltet, derart, daß wenn

das Blatt die zugeführte Wassermenge nicht ganz aufnimmt, der Überschuß in das Rindenparenchym abgegeben wird. Ebenso vermag auch der Holzzylinder mittels der stehengebliebenen Strangstücke abgefallener Blätter die Rinde in ihrer ganzen Ausdehnung mit Saft zu füllen. Alle Teile des Wasserspeichers, selbst die mehrere Meter entfernten, sind mit den funktionierenden Blättern in doppelter Verbindung, einmal der genannten durch den Zentralzylinder, und sodann noch unmittelbar durch das Rindenbündelnetz. Wie der gesammte Wasserspeicher von einer starken und nicht einmal durch Lenticellen unterbrochenen Korkhülle — dem Blattnarbengewebe — nach außen abgeschlossen ist, so fehlt ihm auch die Borkenbildung, welcher ja die peripherischen Teile des Bündelnetzes zum Opfer fallen müßten.

Nur scheinbar widerspricht dieser Auffassung des Lobelienstammes als Wasserspeicher die Tatsache, daß er hohl ist. Wir sahen schon, welche Bedeutung die sich nach oben erweiternde Stammhöhle für eine statisch so unvollkommen gebaute und an der Spitze belastete Achse haben muß, weil sie den Schwerpunkt tiefer legt. Weiter aber wird die Höhle der Pflanze als Gasreservoir dienen und den von der Außenwelt fast hermetisch abgeschlossenen Parenchymmassen des Stammes die Atmung erleichtern. Wenn Stammhöhlen bei den eigentlichen Succulenten selten sind, so erklärt sich das bekanntlich durch den besonderen Verlauf ihrer Atmung, welche nur bis zur Bildung organischer Säuren führt, sodaß für die Aufnahme voluminöser Gase keine Schutzräume nötig sind; nicht succulente Xerophyten haben wohl in großer Verbreitung innere Atemgashöhlen.

Vergleiche mit anderen Pflanzen. Die Frage liegt nahe, welchen Pflanzen die Djibarra in ihrem Stammbau ähnlich ist? Die Zusammensetzung ihres Holz- und Bastkörpers aus einzelnen Radien, die nur von Bündelparenchym, nicht von echten Markstrahlen getrennt werden, teilt unsre Lobelie mit vielen, wenn nicht allen Campanulaceen und den krautigen Angehörigen mehrerer anderer Familien. Das ist bereits oben erwähnt; wir dürfen uns also auf die Frage beschränken, welche anderen Pflanzen ähnliche Rindenstränge neben einem normalen Holzring besitzen? Dabei lassen wir es dahingestellt, ob die „Rindenstränge“ diese Bezeichnung wirklich und im strengen Sinne verdienen, oder ob es sich nur um relativ selbständige in der Rinde verbleibende Teile der Blattspur handelt.

Rindenstränge sind keine sehr häufige Erscheinung. Pflanzen mit mehrsträngiger Blattspur zeigen manchmal die Absonderlichkeit, daß ihre Stränge alle (gewisse Begonien) oder nur die lateralen (Calycanthaceen) durch 1—2 Internodien rindenläufig sind, und dann erst in den Bündelzylinder eintreten. Haben Pflanzen mit mehrsträngiger Spur zugleich gestauchte Achsen, so pflegt der Bündelverlauf kompliziert

und scheinbar unregelmäßig zu werden (z. B. bei Primula Auricula); ein Teil der Bündel ordnet sich eventuell zum Kreise und anastomosiert seitlich so reichlich, daß ein Hohlzylindernetz entsteht (Gunnera, Nymphaeaceen); die außerhalb des Ringes verlaufenden Bündel könnte man als Rindenstränge bezeichnen, aber es sind auch markständige Bündel vorhanden, die stammeigen sein können. Es resultiert eine Verteilung der Leitbündel und des Dickenzuwachses, die mit dem Rhizomcharakter der Objekte und ihrer Nährstoff-, nicht Wasserspeicherung, zusammenhängt; das System ist wesentlich anders als bei der Djibarra. Etwas bessere Vergleichspunkte geben die Stammsucculenten. Geflügelte Achsen führen bei den Rhipsalideen in den Flügeln rindenläufige oder gar rindeneigene Bündel, neben welchen ein geschlossener Holz-Bast-Zylinder vorhanden ist. Hier kämen wir also schon zu ähnlicheren Verhältnissen in der Bündelverteilung, es ist aber zu betonen, daß, wie morphologisch ein Unterschied besteht — das geschlossene Bündelrohr der Rhipsalideen ist stammeigen —, so auch funktionell, denn der Strangverlauf in der Rinde dieser geflügelten und anderer Succulentenstämme steht, da die Laubblätter stark reduziert sind, im Dienste des Assimilationsgeschäftes, das von der Djibarra lediglich von den Blättern besorgt wird. Am deutlichsten lehren wohl gewisse Kakteen (z. B. Phyllocactus-Arten) mit ihren in der Außenrinde flächenförmig aufgelösten Leitsträngen, in welcher bestimmenden Art die besonderen Lebensaufgaben auf den Bündelverlauf einwirken. Aus solcher Erkenntnis heraus möchte ich es motivieren, daß ich auf die morphologische Seite unseres Problems, d. h. auf die Homologien der Bündelarten, im Zusammenhang dieser Vergleiche nicht den Hauptwert lege.

In Bau und Funktion gleichzeitig zeigt unser Lobelienstamm eine wirkliche Übereinstimmung nur mit den Achsen der einfacher gebauten Cycadeen, z. B. Zamia, Dioon, Stangeria. Schon Bower hat betont, daß die Ähnlichkeit beider Stämme nicht nur äußerlich in dem Mangel einer Verzweigung und der völligen Bedeckung mit verkorkten Blattnarben, sondern auch anatomisch begründet ist; ja er meinte, daß ein fossil ohne Blätter oder Blüten gefundener Djibarrastamm, wenn sein Erhaltungszustand eine anatomische Untersuchung zuließe, als Cycadeenstamm gedeutet werden würde. Zwar fehlt der Blattspur der Zapfenfarne der Medianstrang, und die Lateralbündel, zwei an der Zahl, legen sich nach einem längeren Verlauf in der Rinde an den geschlossenen Bündelzylinder an; aber unterwegs bilden sie ein Netz gleicher Art, wie bei Lobelia Rhynchopetalum, zusammengesetzt aus rindenläufigen Teilen der Spur, die unter wiederholter Gabelung teils Quergürtel, teils Verbindungsstränge zwischen den Spursystemen benachbarter, speziell auch übereinanderstehender Blätter darstellen.

Der geschlossene Bündelzylinder hat, wie bei unserer Lobelie, ein kontinuierliches, aber sehr wenig ausgiebiges Dickenwachstum; auch die Rindenstränge wachsen sekundär, wenn auch mehr in die Länge als in die Dicke. Ein ausgiebiges Dickenwachstum müssen dagegen die Rindenstränge gewisser Cycadofilices besessen haben, so Medullosa stellata, Ptychoxylon u. a.; in manchen Einzelheiten gleichen sie der Lobelia Rhynchopetalum mehr, als die heutigen Cycadeen. Erwähnt mag noch sein, daß, wie die Djibarra, auch die Cycadeen und, soweit wir wissen, ebenso die Cycadofilices (Medullosa anglica) in ihren Wurzeln keine Komplikationen des Strangverlaufes, sondern normalen Bau mit relativ starkem sekundärem Dickenwachstum zeigen, sowie endlich, daß die zweisträngige Blattspur der Cycadeen durch Spaltung des Blattmittelbündels, ähnlich wie die Auxiliarstränge der Lobelie, zustande kommt.

Bis in alle Konsequenzen läßt sich die Analogie allerdings nicht ausspinnen. Denn die Cycadeen sind nicht nur in ihrem Stamm Xerophyten, sondern ganz besonders auch in ihren Blättern, die demnach in Bau und Charakter sehr weit von denen der Lobelia Rhynchopetalum abweichen.

So gelangen wir zu dem gewiß überraschenden Ergebnis, daß eine Pflanze, die ihre Stelle unter den höchststehenden Dicotyledonen hat, in ihrem Stammbau die größte Übereinstimmung mit einer Gruppe von Gewächsen zeigt, die sich kaum über das Niveau der Archegoniaten erheben, daß eine ganz moderne Art so nahe Beziehungen zu Pflanzen der Dyas-, Trias- und Juraperiode aufweist, die in die Gegenwart nur mit wenigen fremdartigen Species hineinragen. Zum Teil sind es gewiß ähnliche Lebensanforderungen, — die Nötigung das Parenchym des Stammes als Wasserspeicher zu benützen und entsprechend gegen Transspiration zu sichern, — welche die Übereinstimmung erklären, und in diesem Sinne dürfen wir wohl von einer Konvergenzerscheinung sprechen; es ist aber zu beachten, daß die Dicotyledonen sonst[1]), wie auch in abweichender Weise die Monocotyledonen-Bäume, den Speicherstamm nach anderen, ihnen eigenen Weisen ausgebildet haben. Und die Einführung des an sich wertvollen Begriffes der Konvergenz darf uns auch darüber nicht hinwegtäuschen, daß eine ganz moderne Pflanze auf ein System zurückgreift, das in der Gesamtentwickelung des Pflanzenreiches eine niedere, länger verlassene Stufe bedeutet. Denn wenn man auch die Reihen der Angiospermen kaum unmittelbar von den uns bekannten Gymnospermenfamilien herleiten wird, so bleiben diese doch die unerläßlichen Vermittler zwischen den ersten echten

---

[1]) Vgl. die Cacteen und besonders die säulenstämmige, gleichfalls wasserspeichernde Carica Papaya.

Landpflanzen, der Pteridophytenwelt, und denjenigen Pflanzen, die jetzt auf unserer Erde herrschen.

Andere Lobelienarten. Auf der Suche nach Zwischenstufen, welche den gewaltigen Abstand der Lobelia Rhynchopetalum von den anderen Dicotyledonen mit Stammbildung überbrücken könnten, wenden wir uns zunächst den Angehörigen der arten- und formenreichen Gattung Lobelia zu, an welche sich noch einige Gattungen eng anschließen.

Eine vergleichende anatomische Untersuchung der Lobelioideen gab Ydrac[1]). Leider war mir das Original nicht zugänglich; nach dem Referat im Just'schen Jahresbericht[2]) scheint der Verfasser Abweichungen vom normalen Bündelverlauf nicht gefunden zu haben. Ferner gab Bower in seiner mehrfach zitierten Arbeit an, daß er bei Lobelia macrostachya, L. splendens var. ignea und L. Erinus ebenso wie bei einem Siphocampylus vergebens nach Rindensträngen gesucht habe. Andere in Frage kommende Angaben habe ich nicht gefunden.

Nun sind seit Bowers verdienstvoller Arbeit über Lobelia Rhynchopetalum aus Zentralafrika eine ganze Anzahl habituell ähnlicher Riesenlobelien bekannt geworden. Es schien mir von höchstem Interesse genaueres über den Stammbau dieser nächstverwandten Arten aus der Sektion Tylomium (inkl. Rhynchopetalum) zu erfahren. Leider scheinen aber von ihnen Stammproben selten mitgebracht worden zu sein, und so gelang es mir schließlich nur von drei Tylomien Untersuchungsmaterial zu erhalten. Es sind zwei afrikanische und eine asiatische Art, von den amerikanischen habe ich keine untersuchen können.

Eine Baumlobelie vom Ruwenzori mag den Anfang machen. Ich erhielt von ihr ein Stammstück, das von der Expedition des Herzogs der Abruzzen Ludwig Amadeus von Savoyen gesammelt war, durch die Güte des Herrn Professor Oreste Mattirolo in Turin, dem ich auch an dieser Stelle bestens danken möchte. Bezeichnet war das Stück als „Lobelia Deckeni?"; nach den schönen Photographien, welche das Reisewerk des Herzogs schmücken, dürfte es sich wohl eher um die schlankere Lobelia Stuhlmannii Schweinf. handeln, welche mit L. Deckenii gemeinsam im Ericaceen- und Senecio-Johnstonii-Gürtel des Ruwenzori häufig vorkommt. Diese Formation ist an die feuchten Abhänge des Gebirges gebunden und erreicht nirgends die Gipfelregion oder auch nur die Nachbarschaft der Schneelinie. Lobelia Stuhlmannii unterscheidet sich habituell von L. Rhynchopetalum durch ihre zierlichere Gestalt, schmälere Blätter und längere Bracteen; der Stamm scheint nur Manneshöhe zu erreichen, während die Infloreszenz wieder sehr ansehnlich ist.

---

[1]) Recherches anatomiques sur les Lobeliacées, Paris 1905.

[2]) Bd. 33, II, S. 500.

Das untersuchte Stammstück stellt einen Ring von 5,5 cm Durchmesser dar. Die korkige Rinde ist nur 1—2 mm stark, der Holzkörper 4—5 mm; gegen die weite Stammhöhle springt eine schmale Leiste von Markgewebe etwa 2 mm weit vor. Die Stammoberfläche wird vollständig von den Blattnarben bedeckt, die mäßig in die Quere gezogene und ein wenig schiefe Sechsecke bilden (Figur 8).

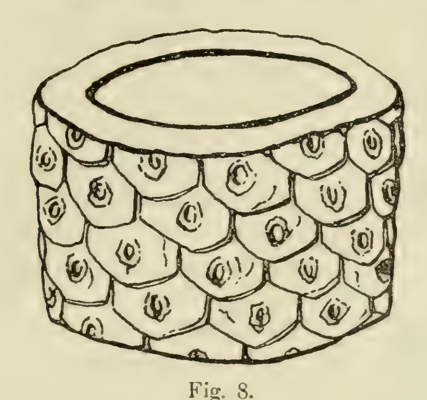


Fig. 8.
Lobeliastamm vom Ruwenzori (Lobelia Stuhlmannii?); 1 : 1.

Zur Bestimmung der Blattstellung reichte das Material nicht aus; vermutlich liegt auch hier ein hohes Glied der Hauptreihe vor.

Schon eine flüchtige Betrachtung lehrt, daß diese Lobelienart unmöglich größere Wasservorräte im Stamme speichern kann; dazu fehlt es ihr zu sehr an Parenchym. Das Mark ist bis auf wenige Lagen getüpfelter Zellen zerstört, die Rinde ist dünn, das Holz recht hart. Freilich sind die falschen Markstrahlen hier zum Teil weit mächtiger als bei der Djibarra, aber sie bestehen nur aus flachen, tafelförmigen Zellen mit dicken, derb getüpfelten Wänden; sie dürften also vorwiegend an der Festigung des Holzkörpers beteiligt sein. Im primären Xylem überwiegen Spiralgefäße, im sekundären Tüpfeltracheen verschiedener Ausbildung mit stets stark geneigten Diaphragmen; sonst erkennt man keinen Unterschied beider Holzarten, wie sich auch die Jahresproduktionen nicht gegeneinander absetzen. Die Rinde führt oxalsauren Kalk; ich erwähne dies nur, weil Ydrac in keiner der von ihm untersuchten Lobelioideen Oxalatkristalle gefunden hatte.

Der Spurverlauf ist ziemlich einfach. Etwa in der Mitte jeder Blattnarbe findet man eine kraterförmige Einsenkung mit gewulstetem Rande; dieser besteht aus einem ringförmigen Gefäßbündel, welches ein auswitterndes Parenchym umschließt. Die Xylem-Phloëm-Radien dieses Gefäßbündels sammeln sich am Grunde der Krateröffnung

(Figur 9), wobei diejenigen der Unterseite eine scharfe Knickung machen, und verlaufen dann vereint, geradlinig und etwas nach außen, durch die Rinde hinunter bis in das Areal der nächst tiefer stehenden Blattnarbe. Hier stößt die Spur auf einen kegelförmigen Auswuchs des sekundären Holzkörpers, der vorwiegend aus Zellen besteht, die in Bau und Anordnung denen der falschen Markstrahlen gleichen. Die Xylemelemente der Spur breiten sich über die Oberseite dieses Kegels aus und verlaufen schließlich in das Stammholz. In dem Winkel zwischen dem Holzkörper und dem Kegel findet man eine enge Öffnung, die in einen von lockerem Parenchym halberfüllten Kanal führt; dieser durchsetzt in bogigem Verlauf den ganzen Holzkörper und mündet in die Stammhöhle. Vor der äußeren Öffnung des Kanals liegen in der Rinde große Lacunen, die bis in die Nachbarschaft der trichterförmigen Aushöhlung der Blattnarbe führen. In der Krateröffnung selbst ist der Kork so locker, daß wir hier geradezu von einem Ersatz für die fehlenden Lenticellen sprechen dürfen. Offenbar dient auch der Stammholzkanal im Verein mit diesen Einrichtungen in der Rinde der Gaszirkulation. Im übrigen bestehen die Blattnarben aus sehr derbem Kork, in welchem die obliterierten Bündelelemente und Milchröhren Inseln und Knoten bilden.



Fig. 9.
Lobelienstamm vom Ruwenzori (Lobelia Stuhlmannii?), Radialschnitt durch den äußeren Teil des Holzes und die Rinde, median durch eine Blattnarbe, den Spurgang zeigend; 6 : 1.

Leider gestattete mein Material keine Entscheidung der Frage, wie die aus dem Holzkörper herausragenden Kegel entstehen. Aber der Vergleich mit dem uns bekannten Spureintritt der Lobelia Rhynchopetalum (vgl. Textfigur 5) macht es wahrscheinlich, daß auch hier die Xylemstrahlen der Spur von einem Gewebepolster aufgenommen werden, das dann nachträglich verholzt und wohl auch noch radial wächst. Der Kanal im Holz entspricht offenbar dem dreieckigen Parenchymfeld oberhalb des Spureintrittes der Djibarra.

Lobelia Stuhlmannii (?) hat also keine Rindenbündel; ihre Spur verläuft nur auf kurze Strecke in der Rinde, ohne sich hier zu teilen. Aus dem Dichtstand der Blätter, welcher, wie wir oben sahen, für die Komplikation des Spurverlaufes von Bedeutung hätte sein können,

ergibt sich hier nur, daß der Eintritt der Spur in den Holzkörper im Areal einer tieferstehenden Blattnarbe erfolgt.

Lobelia Volkensii Engl. var. ulugurensis Engl., von welcher ich ein schönes Stammstück von den Uluguru-Bergen bei Mrogoro (Deutsch-Ost-Afrika) durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Hubert Winkler erhielt, gehört vorwiegend der unteren Bergwaldzone an, erreicht aber nach Engler am Kilimandscharo noch die obere Baumgrenze[1]). Diese Art hat einen schlankeren, holzreicheren Stamm als Lobelia Rhynchopetalum und mißt mit der Infloreszenz 3—5 m. Das untersuchte Stammstück hat 6 cm Durchmesser, davon entfallen 2 cm auf das erhaltenbleibende Mark, etwa ebensoviel beträgt die Dicke des Holzes, während die Rinde im trockenen Zustande nur $\frac{1}{2}$ mm mißt; in warmem Wasser gequellt, kam sie auf etwas über 1 mm Dicke. Die Blattnarben sind sehr groß (2,5—2,8 cm breit, 2—3 cm hoch), schildförmig und in solchem Abstand gestellt, daß sie nur etwa $\frac{1}{3}$ der Stammoberfläche bedecken (Figur 10). In jedem Blattwinkel steht eine Achselsproßanlage, die aber wohl nie zur Entwickelung kommt. Die Blattstellung ist $\frac{5}{13}$. Die Kutikula bleibt über dem sehr schwachen Kork erhalten, runzelt sich aber stark und bricht unregelmäßig über den höchsten Längsrunzeln auf. An jede Blattnarbe schließt rechts und links eine große spaltenförmige Lenticelle (ca. 7 mm lang, bis 4 mm breit) an.

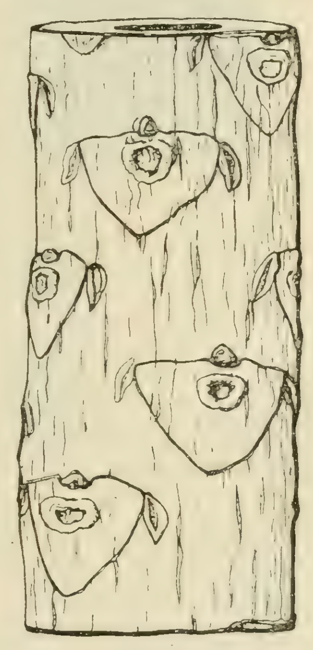


Fig. 10.
Lobelia Volkensii var. ulugurensis, Stammstück mit Blattnarben; 0,66 : 1.

Das Mark bildet im erwachsenen Stamm pergamentartige Blätter, die im Abstand von einigen Millimetern durch die Stammhöhle gespannt sind; sie bestehen aus zusammengefallenen, scheinbar zusammengedrückten Lagen von Parenchymzellen. Das Holz ist trotz völligen Mangels an Fasern und anderen Sclereiden recht fest und zeigt keine Jahresringe. Entfernt man die Rinde, so sieht man unter der Mitte jeder Blattnarbe den Eingang eines weiten Kanals, der den Holz-

[1]) Vgl. Deutsch-Ost-Afrika, Bd. V, A. Engler, Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete, S. 131 a. a. O.

körper quer durchsetzt. Aus der Mündung (Figur 11) ragt, hier oben, ein Holzzäpfchen heraus, an das sich ein Teil der Blattspur anlegt; die Mehrzahl der Spurradien wird aber von zwei lippenartigen Wülsten aufgenommen, welche die untere Hälfte der Öffnung begrenzen; die Spurverbindungen der Achselknospen sind vollständig obliteriert. Legt man die abgezogene Rinde wieder auf, so erkennt man, daß die Spur auf dem kürzesten Wege zu der Kanalmündung gelangt, hier also garnicht mehr rindenläufig ist. Aus den Kanälen selbst kann man leicht einige Schläuche aus dünnwandigen Parenchymzellen ziehen; gegen die Stammhöhlen öffnen sich die Gänge mittels eines Spaltes, der von zwei schmalen, vorspringenden Leisten flankiert wird. Führt man eine Präpariernadel in den Kanal ein, so sieht man die Spitze stets zwischen je zwei der oben erwähnten Markdiaphragmen hervorkommen. — Auch hier scheinen die das Holz durchbohrenden Gänge im Dienst der Gasverteilung zu stehen, da sie sich ja gegen das Blattnarbengewebe öffnen, das aus lockerem Kork besteht und an zwei große Lenticellen anstößt. Es ließe sich denken, daß Lobelia Volkensii solche Gasbahnen wegen der dichten Beschaffenheit ihres Holzkörpers brauchte.

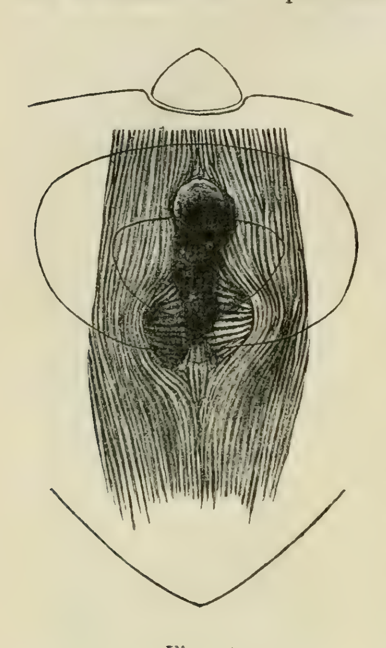


Fig. 11.
Lobelia Volkensii var. ulugurensis; Holzkörper unterhalb einer durch Umrißlinien angedeuteten Blattnarbe; aus dem Kanal sind die Parenchymlamellen herausgezogen; 4 : 1.

Von den großen asiatischen Tylomium-Arten konnte ich eine der stattlichsten untersuchen, Lobelia nicotianaefolia Heyne von Ceylon, die auch auf Mittelgebirgen Indiens vorkommt. Von dieser Art erhielt ich von Herrn Professor Penzig in Genua, der mich hierdurch wieder zu großem Dank verpflichtete, prächtige Proben, in Alkohol gut konserviert. Auch diese Spezies lebt im Walde, wenn auch wohl nur im lichten Buschwald, und in regenreichen Gebieten.

Lobelia nicotianaefolia hat einen hohlen Stamm, dessen Durchmesser an dem untersuchten Stück 4,5 cm beträgt. Die Stammhöhle ist etwa 2 cm weit und wird zunächst von einem 2—3 mm dicken Markmantel umgeben; das Holz ist 4—5 mm dick, die Rinde wieder

2—3 mm. Der Stamm dieser Lobelie ist also erheblich parenchymreicher, als der der vorgenannten Spezies. Die stark cuticularisierte Epidermis bleibt erhalten, der Kork ist so dünn, daß er dem Blick das grüne Rindenparenchym kaum verdeckt; selbst die Blattnarben schimmern grünlich. Seitlich an ihnen laufen zwei spaltenförmige Lenticellen herab (Figur 12). Die Blattstellung ließ sich an meiner



Fig. 12.
Lobelia nicotianaefolia, Stammstück mit Blattnarben; 1 : 1.

Probe nicht ganz sicher ermitteln; wahrscheinlich ist sie $\frac{13}{34}$; die Blattnarben stehen in solchem Abstand, daß etwa $^3/_4$ der Stammoberfläche frei bleibt.

Das Holz dieser Spezies läßt wieder keine Jahresringe erkennen und zeigt denselben kompakten Bau, wie das der letztgenannten afrikanischen Arten, ist aber viel weicher, da die Zellwände dünner und zugleich schwächer verholzt sind. Mark und Rinde bieten in anatomischer Hinsicht nichts bemerkenswertes, höchstens wäre ein schwach entwickeltes Kollenchym in der Außenrinde zu erwähnen.

Die wulstigen Blattnarben springen um 3—4 mm nach außen vor. Sie haben rundlich-nierenförmigen Umriß und enthalten nur ein sehr großes Bündel von ähnlichem Querschnitt; darüber steht eine Achsel-

knospe, die von mehreren Niederblättern lose umgeben wird. Löst man die Rinde vom Holzkörper stumpf ab, so zeigt sich, daß letzterer in jedes Narbenpolster einen konsolenartigen Vorsprung von etwa 4 mm Höhe treibt, der sich nach außen und oben verbreitert und mit gezacktem Rande die Xylemstreifen der Spur aufnimmt. Oberhalb der Konsole steht noch ein kleinerer, dornartiger Holzvorsprung, an den sich die Leitstränge der Achselknospe anlegen; zwischen ihm und der Konsole findet man auch hier den Eingang eines von Parenchym erfüllten Holzkanales, welcher jedoch so eng ist, daß die Einführung einer Sonde nicht gelang.

Lobelia nicotianaefolia stellt in Rücksicht des Spurverlaufes das extreme Gegenteil der Lobelia Rhynchopetalum dar. Denn das Xylem der Blattmittelrippe durchläuft nicht einmal die fleischige Rinde als freier Strang, sondern wird unmittelbar unter der Korkschicht der Blattnarbe von holzigen Vorsprüngen des Stammholzes aufgenommen.

Keine der drei der Djibarra nächst verwandten und habituell ähnlichen Tylomium-Arten besitzt also Rindenbündel. Lobelia Rhynchopetalum steht somit in ihrem Stammbau selbst ihren Sektionsgenossen gegenüber ganz unvermittelt da.

Andere Campanulaceen. Einige Angehörige dieser Familie — einzelne Arten der Gattungen Campanula, Specularia, Phyteuma u. a. — zeigen in ihrem Stammbau gewisse Anomalien, die hier zu erwähnen sind. Zunächst kommen bei einigen Arten Xylemstränge im Mark vor, bei anderen vollständige Gefäßbündel, doch meist mit abnormer Anordnung der Komponenten. Diese markläufigen Bündel — es sind, wie Weiß[1]) nachgewiesen hat, Teile der Blattspuren — können mittels eigenen Cambiums in die Dicke wachsen. Bei Campanula pyramidalis bilden sie einen geschlossenen, inneren Holzzylinder mit sekundärem Dickenzuwachs. Diese Pflanze Dalmatiens, die wohl von allen Campanula-Arten die größte habituelle Ähnlichkeit mit den Lobelien der Sektion Tylomium hat und bis 4 m hoch wird, hat auch, neben normalem und accessorischem Holzring rindenläufige Bündel, aber in geringer und schwankender Zahl (3—5). Sie gehen hervor aus Lateralsträngen der Blattspuren, durchlaufen die Rinde in radialschiefer Richtung und legen sich erst tiefer an das peripherische Gefäßbündelsystem an. Was aber an ihnen besonders bemerkenswert ist, das ist der Umstand, daß sie, wie die Rindenbündel der Lobelia, allseitig gebaut und von Cambium umgeben sind, durch dessen Produktion sie in die Dicke wachsen.

Noch etwas anderes ist an diesen Glockenblumen sehr merkwürdig: nächstverwandte Spezies zeigen im Bündelverlauf große

---

[1]) Das markständige Gefäßbündelsystem einiger Dicotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren, Botan. Zentralblatt Bd. 15, 1883.

Differenzen, ja, nicht einmal die Individuen der gleichen Art stimmen in dieser Beziehung überein. Daraus erklären sich viele der Widersprüche, welche sich in den Angaben der Autoren über den Spurverlauf der Campanula-Arten finden[1]. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Komplikationen im Stammbau der Glockenblumen mit der Größe und dem Blütenreichtum der einzelnen Individuen, wie auch der ganzen Arten steigen; freilich gibt es auch große und vielblütige Arten mit normalem Stammbau, so Campanula rapunculoides und Medium.

Phylogenetische Betrachtungen. Ein ähnliches Variieren im Stammbau, wie es heute noch die nahe verwandten Glockenblumen zeigen, müssen wohl auch die Lobelien besessen haben, als aus ihnen ihr jetziger Formenreichtum entstand. Dabei mag auch, wiederum wie bei den Glockenblumen, die allgemeine Vergrößerung der Gestalt und im besonderen der Infloreszenz auf die Variation eingewirkt haben. Denn offenbar sind die ausdauernden Arten der Gattung Lobelia, die einen holzigen Stamm von stattlicher Höhe bilden, aus Kräutern entstanden zu denken, die in der näheren wie in der ferneren Verwandtschaft durchaus vorherrschen. Es müssen wohl besonders in tropischen Gebirgen herrschende Faktoren bei dieser Umwandlung von Kräutern in fast baumartige Gestalten mitgewirkt haben. So sagt A. Engler[2] von den Riesenlobelien und Senecionen: „Sie entsprechen in ihrem Habitus den auf den kanarischen Inseln so reichlich vertretenen Gewächsen verschiedener Familien, bei denen unter dem Einfluß einer flachen Temperaturkurve eine nur wenig unterbrochene Entwickelung der Blätter am Vegetationspunkt erfolgt, die zur Schopfbildung führt, bei denen erst nach vollkommener Erstarkung der Sprosse ein reichblütiger Blütenstand auf einmal die durch lange Assimilationstätigkeit angesammelten Baustoffe aufbraucht". Weiter betont Engler die Feuchtigkeit der Standorte, die die Wuchsüppigkeit der ostafrikanischen Baumlobelien erkläre. Wie nun aber auch diese Größenzunahme zustande gekommen sein mag, sicher wurde von ihr der Stammbau in erster Linie betroffen. Eine einfache Vermehrung der leitenden und mechanischen Einheiten konnte vielleicht nicht genügen; die wesentlich erhöhte Inanspruchnahme, die veränderte Ökonomie konnten zu tiefergreifenden Änderungen Anregung geben, auf eine etwa vorhandene Varibilität richtend wirken.

Die erste Heimat der afrikanischen Baumlobelien werden wir in den Bergwäldern im weiten Umkreis des Victoria-Nyanza zu suchen haben, in dem Gebiet zwischen Ruwenzori, Kenia, Kilimandscharo und den Uluguru-Bergen. Unsere Lobelien müssen Waldpflanzen ge-

---

[1]) cfr. Weiß, l, c. [2]) l. c. S. 128.

wesen sein, wie mehrere Arten, z. B. die untersuchte Lobelia Volkensii, es heute noch ist, — das verraten die großen, ungeschützten Blätter; sie müssen auch ein nicht ganz geringes Lichtbedürfnis gehabt haben, denn sie erheben ihren Blätterschopf auf schlankem, bald blattlosem Schaft zum Licht empor nnd bevorzugen die Ränder oder lichtere Stellen der Wälder. Daß sie kontinuierliches Wachstum ohne Jahresperioden aufweisen, deutet nicht nur auf ein gleichmäßig warmes Klima, sondern auch auf eine leidlich gleichmäßige Verteilung der Niederschläge oder doch auf nicht versiegende Bodenfeuchtigkeit, alles Faktoren, die im östlichen Zentralafrika nur in den Gebirgen gewährleistet sind.

Von diesen großen Waldpflanzen, als deren Typus Lobelia Volkensii gelten kann, sind nun einige in höhere Regionen gelangt und jetzt zum Teil nur hier heimisch. Was sie dort hinauftrieb, läßt sich nur vermuten. So könnte eine geringe Steigerung ihres Lichtbedürfnisses die Baumlobelien aus dem dichten Nebelwald des Kilimandscharo oder Ruwenzori an die obere Waldgrenze emporgeführt haben, wo sie wesentlich günstigere Beleuchtungsverhältnisse fanden. Diese Ursache scheint denn auch für die beiden Tylomien des Ruwenzori, Lobelia Deckenii und Lobelia Stuhlmannii, zuzutreffen, die im lichten Erica arborea- und Senecionen-Wald zuhause sind. Auf den an Niederschlägen schon wesentlich ärmeren Gebirgen weiter östlich dürfte auch die gleichmäßigere Regenverteilung und namentlich das Vorkommen feuchter, offener Stellen in den höheren Regionen die Lobelien in der Wahl ihrer Standorte beeinflußt haben. Ich denke hier besonders an zwei Arten des Kenia, Lobelia Gregoriana und Lobelia Telekii, die zwischen 3000 und 5000 m zuhause sind; die erste dieser beiden Arten, von welcher E. G. Baker[1]) ein Habitusbild gegeben hat, läßt in ihrem gedrungenen Wuchs und der Haarbekleidung ihrer Blätter deutlich den Einfluß des Höhenklimas erkennen.

Da die Mehrzahl der Baumlobelien trotz ihrer kleinen, leicht transportfähigen Samen auf ein enges Gebiet, meist nur einen Gebirgsstock beschränkt ist, so darf man wohl annehmen, daß sie erst hier die für sie jetzt charakteristische Gestalt angenommen haben.

Eine dieser großen Lobelien gelangte auf das weit nach Norden vorgeschobene abessinische Hochland. Sie fand hier nur auf den bedeutendsten Erhebungen eine einigermaßen günstige Verteilung der Niederschläge vor; die tieferen Lagen, die vom September bis zum April außer seltenen unregelmäßigen Gewitterschauern überhaupt keinen Regen erhalten, waren unserer Lobelie unzugänglich, da sie keine

---

[1]) The journal of Botany, Bd. 32, Taf. 340.

Trockenruhe kannte. Ihr großes Lichtbedürfnis verhinderte sie ebenso feuchte Schluchten oder die Bachufer auf den niederen Plateaus zu besiedeln, wo eine dichte Vegetation ihr das Licht streitig gemacht hätte; aus den gleichen Gründen blieb ihr der immergrüne Wald und die trockene Savanne verschlossen.

An ihren Standorten auf den höchsten Schollen Abessinens, wo sie noch den ihr zusagenden humösen Boden vorfand, vermochte die Djibarra aber nur auszuhalten, wenn sie für die auch hier noch recht ungleichmäßige Regenverteilung, ja verhältnismäßige Regenarmut durch Anlage eigener Wasserspeicher Abhilfe zu schaffen und sich zugleich an den Frost und seine wasserentziehende Wirkung zu gewöhnen lernte. Im Prinzip muß die Lobelia Rhynchopetalum diesen Anforderungen schon gewachsen gewesen sein, als sie ihnen zuerst begegnete. Aber es erscheint undenkbar, daß sie ihren heutigen, von dem ihrer nächsten Verwandten so stark abweichenden Stammbau in voller Ausbildung schon besessen habe, als sie grade dorthin verschlagen wurde, wo ihr eben dieser Bau so wertvoll werden sollte. Will man aber nicht ein so unwahrscheinliches Zusammentreffen annehmen, so wird man, gestützt auf die bei Campanula noch herrschenden Verhältnisse, vermuten, daß auch die Lobelia im Stammbau variierte, als sie Abessinien besiedelte. Mag nun unter erschwerten Lebensbedingungen eine besonders strenge Auslese stattgefunden haben, oder mag die starke Inanspruchnahme des Speicherparenchyms und des Rindenbündelsystems auf deren Ausbildung fördernd gewirkt haben — wir nehmen hier den Lamarckischen Gedanken auf —, jedenfalls erscheint logisch befriedigend nur die Annahme, daß die Lobelia Rhynchopetalum ihre Bauabweichungen in Berührung mit den herrschenden Bedingungen der Umgebung zu solcher Eigenart ausgebildet habe.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut der Kgl. Universität, Dezember 1910.

## Tafelerklärung.

### Tafel II.

Gruppe von Lobelia Rhynchopetalum oberhalb von Temirk (3600 m), Semiengebirge, Abessinien.

### Tafel III.

Figur 1. Stammscheitel einer schwachen, dreijährigen Pflanze; 80:1.

Figur 2. Die Scheitelwölbung des geschlossenen Bündelzylinders mit den Ansätzen der Blattmittelspuren, von der Rinde befreit, etwas schematisiert; 30:1.

Figur 3. und 4. Die äußeren und die inneren Lagen des rindenläufigen Bündelnetzes aus einem starken, fünfjährigen Stamm; 3:1.

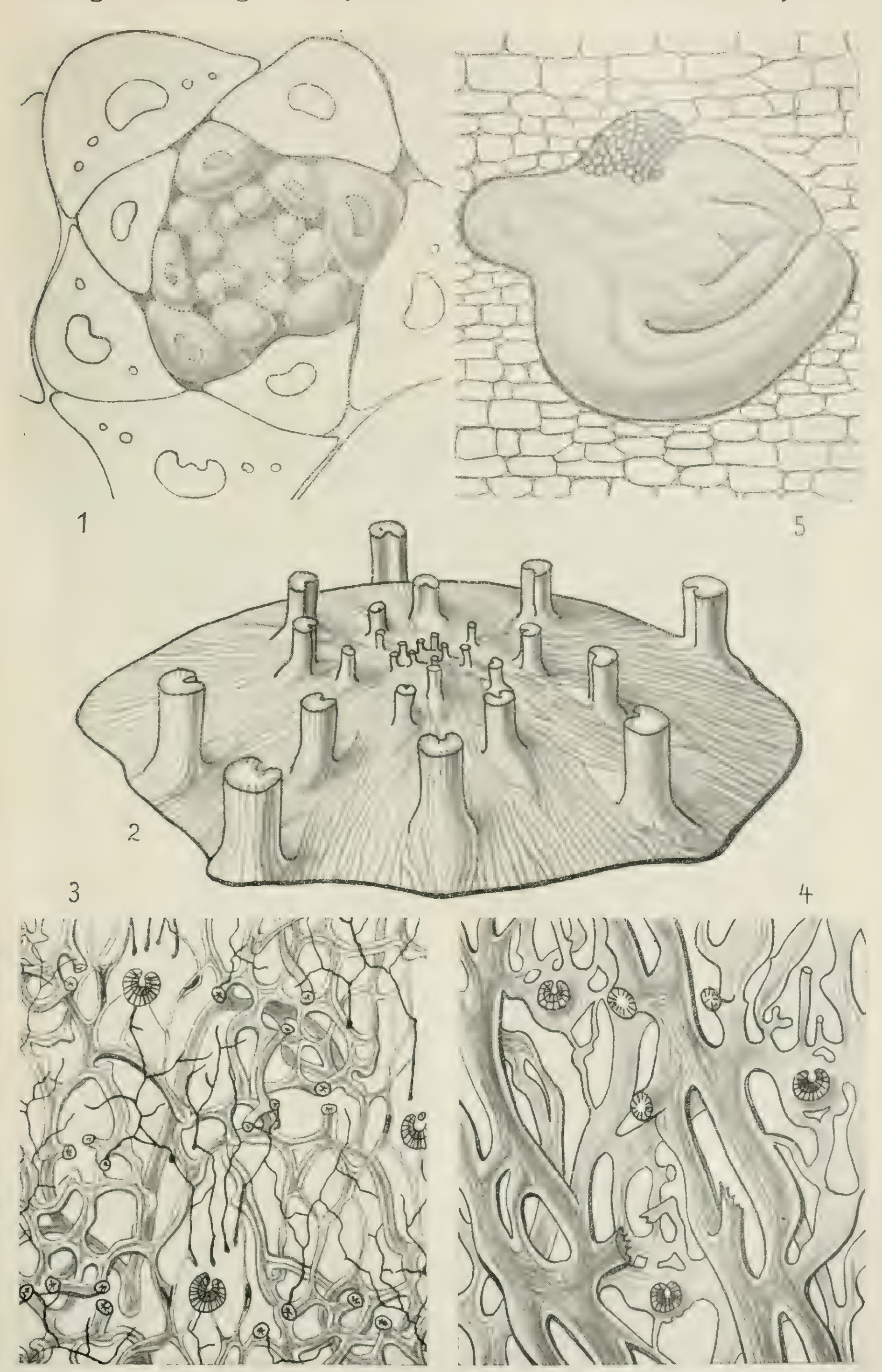
Figur 5. Wurzelknospe in der Außenrinde einer rübenförmigen Wurzel, tangentiale Außenansicht; 60:1. An dem ersten Blatt ist das Zellnetz eingezeichnet.

Druck von R. Nischkowsky in Breslau.



*F. Rosen phot.* *Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig*






Louis Gerstner, Kunstanstalt, Leipzig



# Beiträge

zur

# Biologie der Pflanzen.

Begründet von

Professor Dr. Ferd. Cohn,

herausgegeben von

**Dr. Felix Rosen,**
Professor an der Universität Breslau.

**Zehnter Band. Drittes Heft.**
Mit fünf Tafeln.

**Breslau 1911.**
J. U. Kern's Verlag
(Max Müller).



## Inhalt des dritten Heftes.



# Geotrophismus und Kamptotrophismus bei Blattstielen.

Von **Dr. Ludwig Neubert** in Leipzig.

## Einleitung.

Angeregt durch die sich widersprechenden Resultate, die Hegler[1]), Wiedersheim[2]) und Vöchting[3]) bei Längszug parallelotroper Pflanzenteile erhielten, stellte Keller[4]) mit plagiotropen Frucht- und Blütenstielen Versuche an, die ihn zu dem Resultat führten, daß Längszug bei plagiotropen Organen keinen fördernden Einfluß auf die Ausbildung von Festigungselementen hatte. Wohl aber konnte Keller eine anatomische Veränderung antagonistischer Seiten bei gewaltsamer Krümmung oder horizontaler Zwangslage feststellen. Er fand die mechanischen Elemente der Konvexseite resp. Oberseite in ihrer Wandverdickung gefördert, während sich auf der Gegenseite nur dünnwandige, relativ großzellige Festigungselemente zeigten.

Über diesen auch von Wortmann[5]), Elfving[6]) und Ball[7]) bei parallelotropen Krautsprossen beobachteten Reaktionserfolg des Schwerkraft- und Krümmmungsreizes stellte Bücher[8]) weitgehende Untersuchungen an. Hauptsächlich arbeitete er mit orthotropen Krautsprossen, doch erwähnt er nebenbei einige Versuche mit Blattstielen von Helleborus niger und Helleborus hybridus Hort.[9]). Bei diesen

[1]) Hegler, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. Cohns Beiträge z. Biologie d. Pfl. 1893. Bd. 6, S. 383.

[2]) Wiedersheim, Über den Einfluß von Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. w. Bot. 1903. Bd. 38, S. 44.

[3]) Vöchting, Zur experimentellen Anatomie. Nachricht. d. Kgl. Gesellsch. d Wissenschaften zu Göttingen 1902. S. 282.

[4]) Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung von Festigungsgeweben. Diss. d. Univ. Kiel. 1904. S. 12.

[5]) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegung. Bot. Ztg. 1887. Bd. 45, S. 819

[6]) Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl. 1880. Bd. 30, S. 101.

[7]) Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung der Festigungsgewebe. Jahrb. f. w. Bot. 1904. Bd. 39, S. 328.

[8]) Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. w. Bot. 1906. Bd. 43, S. 271 ff.

[9]) Bücher, l. c. S. 336.

Blattstielen gelang es ihm durch Krümmung oder horizontale Zwangslage analoge Reaktionserfolge zu erzielen, wie bei orthotropen Organen.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit soll es sein, festzustellen, ob Blattstiele bei gewaltsamer Krümmung oder geotropischer Induktion Reaktionserfolge des Schwerkraft- und Krümmungsreizes erkennen lassen und ob hierbei eine Übereinstimmung mit parallelotropen Organen vorhanden ist.

Zunächst untersuchte ich den Einfluß horizontaler Zwangslage auf radiäre und dorsiventrale Blattstiele. Hierbei erhielt ich Resultate, die mit denen Büchers in prinzipieller Hinsicht übereinstimmten. Die Blattstiele, die sich für solche Versuche am besten eigneten, verwendete ich zu weiteren Untersuchungen über den Einfluß einer gewaltsamen Krümmung auf die Ausbildung des Festigungsgewebes. Sodann kombinierte ich die Reaktionsbestrebungen des Schwerkraft- und Krümmungsreizes. Immer fand ich, in gewisser Übereinstimmung mit den Resultaten Büchers, eine Förderung der Wandstärken der mechanischen Elemente auf der Oberseite, resp. Konvexseite, während auf der Gegenseite eine Hemmung in der Ausbildung der Wandverdickungen beobachtet werden konnte.

Weiterhin stellte ich Versuche mit einseitiger Beleuchtung an. Es traten in den Versuchsblattstielen Reaktionserfolge ein, die denen des Schwerkraft- und Krümmungsreizes glichen.

Zum Schluß setzte ich die von Bücher[1]) begonnenen Untersuchungen über intermittierende Reizung antagonistischer Seiten parallelotroper Organe fort und führte sie zu einem abschließenden Resultat. Die Expositionszeit, d. h. die Dauer der einzelnen intermittierenden Reizungen konnte ich auf 4—5 Tage ausdehnen. Ohne Einfluß auf Reaktionserfolg war es, ob die horizoniale Zwangslage durch Längszug oder durch Gipsverband erreicht wurde. Es fand sich stets auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten eine Zunahme der Wandstärken der Festigungselemente. Auf den senkrecht zum Lote stehenden Flanken unterblieb dagegen gewöhnlich jede Anlage einer Wandverdickung.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es ist mir Pflicht und aufrichtiges Bedürfnis, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffer, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. Miehe und Herrn Dr. Gießler.

---

[1]) Bücher, l. c S. 287.

## Allgemeiner Teil.

### Der geotrophische Reaktionserfolg.

Bei den Untersuchungen über den Einfluß horizontaler Zwangslage oder gewaltsamer Krümmung auf Blattstiele muß ein Unterschied zwischen Blattstielen von radiärem und dorsiventralem Bau gemacht werden. Im folgenden will ich deshalb immer zuerst die bei Versuchen mit radiären Blattstielen erhaltenen Resultate schildern, sodann den entsprechenden Reaktionen dorsiventraler Blattstiele näher treten.

Im Anschluß an die Untersuchungen Büchers suchte ich zunächst den Einfluß der Schwerkraft auf Blattstiele in horizontaler Zwangslage festzustellen. So zeigten junge Blattstiele von Abutilon Darwinii, wenn sie durch Längszug horizontal zu wachsen gezwungen waren, nach 4—5 Tagen in der Hauptwachstumszone eine auffällige Anschwellung. Diese Anschwellung blieb hauptsächlich auf die Unterseite beschränkt und nahm nach dem Blattstielgrund und der Lamina zu allmählich ab. Der Blattstiel schien in der Hauptwachstumszone auf der Unterseite heller und durchsichtiger, somit chlorophyllärmer.

Bei einer anatomischen Untersuchung des Blattstieles nach 10 bis 14tägiger Dauer des Versuches findet man auf Querschnitten, daß das Kollenchym der Oberseite geringere Zellumen besitzt im Vergleich zu den mächtig gewucherten Kollenchymzellen der Unterseite. Letztere haben oft ganz ihren kollenchymatischen Charakter verloren. Die Zellwände des Kollenchyms zeigen entgegengesetztes Verhalten. Auf der Oberseite sind sehr starke Wandverdickungen, besonders in den Ecken zu konstatieren, während den kollenchymatischen Zellen der Unterseite jede Wandverdickung fehlt.

Auch der Bast läßt ähnliche Unterschiede in seiner Ausbildung erkennen. Die stark verdickten, englumigen Bastfasern der Oberseite schließen sich außerdem eng zusammen und bilden an der Außenseite der Gefaßbündel Bastsicheln. Auf der Unterseite dagegen rücken die großlumigen dünnwandigen Bastfasern auseinander. Sie stellen nur lose Bastbündel dar, die oft von parenchymatischen Zellreihen durchbrochen werden.

Diese anatomischen Veränderungen der Blattstiele bei horizontaler Zwangslage sind nur in der Hauptwachstumszone so ausgeprägt. Sowohl gegen den Blattstielgrund, als auch gegen die Blattlamina zu werden die Unterschiede weniger deutlich; sie lassen sich aber auf der ganzen Länge des Blattstieles nachweisen.

Die Bast- und Kollenchymzellen der Oberseite sind in der Ausbildung der Wandverdickungen denen normaler gleichgroßer Blatt-

stiele vorausgeeilt, besitzen aber gleiche oder kleinere Zellgröße. (Daß die Versuchsblattstiele geringere Zellgrößen besitzen, als gleichaltrige Vergleichsblattstiele, beruht nicht etwa auf einem Kleinerwerden der Zellen durch die Zwangslage, sondern die Blattstiele behalten mehr oder weniger die Zellgröße bei, die sie bei Beginn der Versuche besaßen). Die Zellgröße von Kollenchym und Bast der Unterseite übertrifft dagegen die der Vergleichsblattstiele um ein mehrfaches, dafür ist jedoch, wie schon gesagt, die Wandverdickung sehr reduziert. Versuche von 6—8 Wochen Dauer zeigten auch im Holz der Ober- und Unterseite anatomische Veränderungen, die allerdings nicht so auffällig waren wie im Bast und im Kollenchym. Bei Abutilon Darwinii waren die Holzzellen der Oberseite in der Ausbildung der Wandverdickungen gefördert. Dabei besaßen sie kleineres Lumen als die entsprechenden Zellen der Unterseite. Letzteren kam wiederum nur eine geringe Wandverdickung zu. Da sich bei den Versuchen von 6—8 Wochen Dauer im Bast und im Kollenchym auch eine Wandverdickung in den Zellen der Unterseite angelegt hatte, war die Frage zu erörtern, ob nicht durch längere Versuchsdauer die Unterschiede der Ober- und Unterseite von der Pflanze ausgeglichen werden?

Es wurden deshalb Blattstiele von Abutilon Darwinii 16 Wochen in horizontaler Zwangslage gehalten. Zwar fanden sich nach Beendigung der Versuche in den Festigungselementen der Unterseite Wandverdickungen, doch kamen diese niemals denen der Oberseite gleich. Ebenso blieb der Unterschied in der Zellgröße des mechanischen Gewebes der Ober- und Unterseite bestehen.

Bei Versuchen von langer Dauer trat jedoch auf der Oberseite eine so starke Wandverdickung der Bastzellen ein, daß das Lumen auf eine sehr geringe Größe reduziert war. Oft waren auch die Wände eingedrückt und die ganze Gestalt der Bastzellen deformiert. Die einzelnen Gefäßbündel rückten auf der Oberseite näher zusammen und stellten durch Verholzung der interfascicularen Parenchymzellen einen allerdings losen Zusammenschluß des Holzkörpers her.

Die geschilderten anatomischen Veränderungen waren zunächst nur dann zu beobachten, wenn die morphologische Oberseite des Blattstieles bei der Versuchsanordnung zenitwärts gerichtet war. Kam bei anderer Orientierung die morphologische Oberseite nach unten zu liegen, so trat zwar auch eine Differenzierung der Ober- und Unterseite im obigen Sinne ein, doch waren die Resultate unklar und unsicher. Dies hatte, wie spätere Versuche mit gewaltsammer Krümmung zeigten, nicht etwa seinen Grund in einer unterschiedlichen Empfindlichkeit der morphologischen Oberseite gegen den beschriebenen Reaktionserfolg des Schwerkraft-Reizes, sondern erklärte sich durch eine Torsion des

Blattstieles um seine Längsachse[1]. Bei Verhinderung der angestrebten Torsion wurden die Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente auf Ober- und Unterseite sofort gut sichtbar. (s. Methodik S. 329.)

In horizontaler Zwangslage eingegipste Blattstiele ergaben analoge Resultate. Die Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente auf der Oberseite und Unterseite blieben jedoch hauptsächlich auf die Wandverdickungen beschränkt. Die Größe der Zellen auf den antagonistischen Seiten war die gleiche, da Kambium und Meristem im Gipsverband nicht arbeiten können[2].

Brachte ich dorsiventrale Blattstiele, etwa die Stiele der Primärblätter von Phaseolus multiflorus in horizontale Zwangslage, so trat ebenfalls in den Festigungselementen der Oberseite eine Wandverdickung ein. Auf der Unterseite dagegen zeigten die mechanischen Elemente nur großlumige, dünnwandige Zellen.

Es ist im dorsiventralen Bau begründet, daß diese anatomischen Unterschiede nur dann beobachtet werden können, wenn die morphologische Oberseite nach oben gerichtet ist. Dreht man bei der Versuchsanordnung durch entsprechende Orientierung der ganzen Pflanze den Blattstiel um 180$^0$, sodaß die morphologische Oberseite nach unten zeigt, so setzt die Torsion des Blattstieles um seine Längsachse sehr energisch ein[3].

Mit vollständig eingegipsten Blattstielen gelang es indessen die morphologische Oberseite bei horizontaler Zwangslage beliebig zu orientieren. Der feste Gipsverband schloß dabei jede Torsion aus. Als Resultat ergab sich immer eine Förderung des mechanischen Gewebes auf der Oberseite.

Die Modifikation der Dorsiventralität, die sich bei horizontaler Zwangslage oder gewaltsamer Krümmung einstellte, will ich erst später besprechen, da ich, vor allem bei gewaltsamer Krümmung stärkere Reaktionserfolge erzielte als bei horizontaler Zwangslage.

Die Blattstiele zeigen also bei horizontaler Zwangslage einen analogen Reaktionserfolg, wie parallelotrope Organe. Bücher[4] nennt im Anschluß an Wiesner[5] diesen, unter dem Einfluß der Schwerkraft zustande kommenden Reaktionserfolg Geotrophismus und definiert ihn wie folgt: Unter Geotrophismus verstehen wir den Reaktionserfolg der in wachstumsfähigen, orthotropen Krautsprossen auftritt, wenn

---

[1] Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung, Jahrb. f. w. Bot. 1899. Bd 32, S. 287.

[2] Newcombe, The influence of mechanical resistance on the development and life period of cells. Bot. Gazette. 1894. Bd. 19, S. 149.

[3] Pfeffer, Pflanzen-Physiologie. 1904. Bd II, S. 549.

[4] Bücher, l. c. S. 280.

[5] Pfeffer, Pflanzen-Physiologie. 1904. Bd. II, S. 83.

dieselben horizontal gelegt werden, und der sich in unserem Falle im Vergleich zum gleichaltrigen Normalsproß in einer Förderung der Wanddicke der Kollenchym-, Bast- und Holzzellen der Oberseite, bei relativ kleinerer Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Membranverdickungen dieser Gewebe auf der Unterseite, bei relativ größerer Zellweite, äußert.

Die oben angeführten Resultate berechtigen somit im Sinne der von Bücher gegebenen Definition von einem Geotrophismus der Blattstiele bei horizontaler Zwangslage zu sprechen.

Legt man einen Blattstiel, die morphologische Oberseite nach oben, horizontal, so wird er, falls er keine Blattstielgelenke besitzt, durch ungleichschnelles Wachstum der Ober- und Unterseite in seine plagiotrope Normallage zurückkehren. Anatomische Veränderungen der Ober- und Unterseite in bezug auf Wandverdicknng oder Zellgröße können dabei nicht beobachtet werden. Verhindert man aber die geotropische Aufkrümmung, so wird in den Geweben der Oberseite eine Zugspannung auftreten, während auf der Unterseite eine Druckspannung zu beobachten ist. In dieser Spannungsdifferenz, die natürlich in gleicher Weise bei parallelotropen Krautsprossen in horizontaler Zwangslage auftritt[1]), sieht Bücher[2]) zu einem großen Teil die Ursache der anatomischen Veränderungen. Daß sich jedoch der Reaktionserfolg nur teilweise durch die Spannungsdifferenz erklären läßt, geht schon daraus hervor, daß auch der geotropisch nicht mehr reaktionsfähige Teil des Blattstieles geotrophische Reaktionserfolge zeigt. Auch lassen Blattstiele, bei denen die tropistischen Bewegungen mit Hilfe von Gelenken ausgeführt werden, analoge anatomische Veränderungen bei horizontaler Zwangslage erkennen. (s. S. 303.)

In den nicht mehr wachstumsfähigen Teilen des Blattstiels kann aber die Schwerkraft ebensowenig eine Spannungsdifferenz induzieren, wie in Blattstielen mit Gelenken oder in völlig eingegipsten Objekten. Ich sehe mich deshalb in gleicher Weise wie Bücher[3]) gezwungen, einen spezifischen Reiz der Schwerkraft auf die anatomische Veränderung der Festigungsgewebe auch bei Blattstielen anzunehmen.

Der Längszug ist nach den Untersuchungen von Ball[4]) ohne fördernden Einfluß auf die Ausbildung der Festigungselemente und kommt deshalb bei dem Zustandekommen der Reaktion als wirkender Faktor nicht in Frage. Sollte wirklich bei Längszug eine geringe

---

[1]) Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. 1887. Diss. Leipzig. S. 42.

[2]) Bücher, l. c. S. 284. [3]) Bücher, l. c. S. 286.

[4]) Ball, l. c. S. 322.

Verstärkung des mechanischen Gewebes eintreten[1][2]), so würden ohne Frage die Festigungselemente der Ober- und Unterseite gleichmäßig gefördert werden und das Gesamtresultat würde darunter nicht leiden.

Die im Vergleich zu den Resultaten einer gewaltsamen Krümmung geringen anatomischen Unterschiede berechtigen zu der Frage: „erreichen bei horizontaler Zwangslage die Blattstiele nicht ihre optimale tropische Reizlage und ist deshalb der Reaktionserfolg ein schwacher?"

Während für parallelotrope Pflanzenteile die optimale geotropische Reizlage bei einer Ablenkung von 90° aus der Vertikalen sich findet[3]), ist für die plagiotropen Organe allein bekannt, daß sie sich nur in einer Lage in stabiler[4]) und bei senkrechter Lage nach unten in einer labilen[5]) geotropischen Gleichgewichtslage befinden.

Ich versuchte einen gesteigerten Reaktionserfolg zu erhalten, indem ich die Blattstiele über die Horizontallage hinaus nach abwärts zog. Zu einem bestimmten abschließenden Resultat konnte ich nicht kommen, fand aber auch keine, im Vergleich zur horizontalen Zwangslage auffällig gesteigerte Reaktion. Die Ursache dieser unsicheren Resultate ist wohl in der zugunsten der Blattlamina in den Blattstielen oft eintretenden tropistischen Umstimmung zu suchen[6]).

Orientierte ich die Blattstiele so, daß sie vertikal nach unten zu wachsen gezwungen waren, so trat überhaupt keine anatomische Veränderung der Festigungselemente gegenüber normalen Blattstielen ein. Geringfügige Unterschiede in der Ausbildung der mechanischen Gewebe antagonistischer Seiten ließen sich mit einer einseitigen Lichtwirkung (s. S. 320) erklären, besonders, da sie nicht immer auf den gleichen Seiten der Blattstiele auftraten.

Bemerkenswert ist bei dem letzten Versuche, daß die Blattstiele bei einer abwärts gerichteten Lage auffällig in ihrem Längswachstum gehemmt wurden. Ein gleiches Resultat erhielt Hering bei invers gestellten parallelotropen Pflanzenorganen.[7]) Bei Blattstielen, die ge-

---

[1]) Bordner, The influence of traction on the formation of mechanical tissue in stems. Bot. Gazette 1909. Vol. 48, S. 271.

[2]) Hibbard, The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. Bot. Gazette 1907. Vol. 43, S. 361

[3]) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. w. Bot. 1905. Bd. 41, S. 233.

[4]) Pfeffer, Pfl.-Phys. Bd. II, 1904, S. 558.

[5]) Noll, Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastie. Flora 1893, S. 358.

[6]) Pfeffer, Pfl.-Phys. Bd. II, 1904, S. 615.

[7]) Hering, Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. w. Bot. 1904. Bd. 40, S. 528; auch Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. 2, S. 126.

zwungen wurden, vertikal nach oben zu wachsen, fand ich ebenfalls keine Änderung in der Ausbildung des mechanischen Gewebes im Vergleich zu normalen Blattstielen. Wohl aber konnte ich bei dorsiventralen Blattstielen eine Modifikation der Dorsiventralität feststellen, auf die ich später näher eingehen will.

Zu den Untersuchungen über den geotrophischen Reaktionserfolg wurden fast ausschließlich Blattstiele von Abutilon Darwinii, Sparmannia africana, Pelargonium und Phaseolus multiflorus verwendet. Anatomisch und morphologisch radiären Bau besitzen die Blattstiele von Abutilon Darwinii und Sparmannia africana; der anatomisch und morphologisch dorsiventrale Bau fand sich bei Phaseolus multiflorus. Pelargonium ist äußerlich von radiärem Bau, doch zeigt es eine anatomische Dorsiventralität. In physiologischer Hinsicht waren alle untersuchten Blattstiele dorsiventral. Das Vorhandensein einer physiologischen Bauch- und Rückenseite erkannte man sofort an der Torsion des Blattstieles bei Orientierung der morphologischen Oberseite nach unten. Anatomisch oder morphologisch muß diese physiologische Dorsiventralität nicht bemerkbar sein[1]), wie ja auch die Blattstiele von Abutilon Darwinii und Sparmannia africana beweisen[2]). Die jungen Blattstiele der genannten Pflanzen bilden einen nach oben offenen spitzen Winkel mit der Vertikalen und eignen sich schon deshalb vorzüglich zu den Versuchen. Im Verlauf der Untersuchung hatte sich nämlich gefunden, daß Blattstiele, die in ihrer plagiotropen Gleichgewichtslage einen spitzen, oben offenen Winkel mit der Vertikalen bilden, bei horizontaler Zwangslage einen größeren geotropischen Reaktionserfolg erkennen lassen, als Blattstiele, deren Normallage sich mehr der Horizontalen nähert. Die Größe des Ablenkungswinkels ist also von Einfluß auf den geotrophischen Reaktionserfolg, doch scheint letzterer bei einer Ablenkung über die Horizontale hinaus keine weitere Steigerung zu erfahren (s. S. 305). Wie ich aus den Versuchen mit kombinierten Wirkungen (s. S. 311) schließen konnte, läßt sich eine geotrophische Reaktion auch noch bei Blattstielen von Populus alba, Acer Pseudoplatanus und campestre, Aesculus Hippocastanum, Tilia americana, Syringa vulgaris und Sambucus nigra und glauca erzielen. Sie ist also nicht nur eine typische Erscheinung bei parallelotropen Krautsprossen, sondern findet sich auch bei plagiotropen radiären und dorsiventralen Blattstielen.

---

[1]) Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 558.

[2]) Wenn in dieser Arbeit der Kürze halber nur von radiären oder dorsiventralen Blattstielen gesprochen wird, so soll damit die morphologische und anatomische Eigenschaft des Organs charakterisiert sein.

## Der kamptotrophische Reaktionserfolg.

Die Zug- und Druckspannung, die bei wachstumsfähigen Blattstielen in horizontaler Zwangslage durch das ungleich schnelle Wachstum der Ober- und Unterseite entsteht, kann man auch auf mechanischem Wege hervorrufen. Denkt man sich einen zylindrischen Stab aus homogener Masse rechtwinklig gekrümmt, so leuchtet ohne weiteres ein, daß in einem solchen Stab auf der Konvexseite eine Zugspannung, auf der Konkavseite eine Druckspannung herrscht. Ein in seiner wachstumsfähigen Zone gekrümmter Blattstiel von radiärem Bau weist in der Krümmungszone etwa die gleichen Verhältnisse auf. Wenn also beim Zustandekommen der geotrophischen Reaktion die Spannungsdifferenz von ausschlaggebender Bedeutung ist, so müssen zwangsweis gekrümmte Blattstiele auf der Konvex- und Konkavseite anatomische Veränderungen zeigen, die analog denen bei geotrophischer Reizlage sind. Die einseitige Wirkung der Schwerkraft muß natürlich bei diesen Versuchen ausgeschaltet werden, weil man sonst nicht ohne weiteres feststellen kann, ob bei einer eintretenden anatomischen Veränderung eine Wirkung der Schwerkraft oder der, durch die Krümmung induzierten Spannungsdifferenz vorliegt.

Wurden junge, zwangsweise gekrümmte Blattstiele von Abutilon Darwinii an der horizontalen Klinostatenachse einer gleichmäßigen Drehung unterworfen (s. Meth. S. 331) so trat nach 4—5 Tagen in der Krümmungszone eine Kollenchymwucherung auf, die zum größten Teil auf die konkave Seite beschränkt blieb. Diese Wucherung hob 1 cm vor des Krümmungszone an und klang kurz hinter derselben aus.

Querschnitte durch die Krümmungszone zeigten nach dreiwöchiger Versuchsdauer auf der Konvexseite eine Zunahme der Wandstärke des mechanischen Gewebes auf Kosten der Zellweite. Auf der Konkavseite besaßen die entsprechenden Festigungselemente bei relativ großer Zellweite keine oder nur eine geringe Wandverdickung. Die anatomischen Unterschiede wurden nach dem Blattstielgrund und der Lamina zu geringer und konnten etwa 1 cm vor und hinter der Krümmungszone nicht mehr nachgewiesen werden. (s. Fig. 1—3.)

Blattstiele von dorsiventralem Bau entsprechen bei einer Krümmung in der Verteilung von Zug- und Druckspannung auf Konvex- und Konkavseite nicht vollständig einem radiär gebauten Organe. Die unterschiedliche Anordnung der Festigungselemente auf Bauch- und Rückenseite bedingt auf jeden Fall eine etwas andere Beanspruchung des mechanischen Gewebes bei gewaltsamer Krümmung. Es stellte sich gleichwohl als Reaktionserfolg auf der Konvexseite eine Förderung

---

[1]) Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 669.

[2]) Bücher, l. c. S. 280.

der Wandstärke des mechanischen Gewebes ein. Die Konkavseite zeigte dagegen großzellige, unverdickte Festigungselemente.

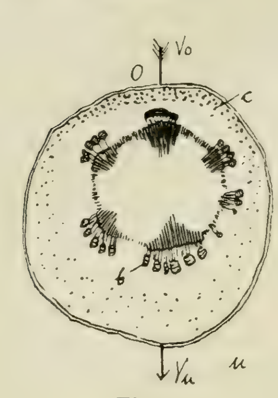



Fig. 1.
Abutilon Darwinii. Halbschem. Querschnitt eines 4 Wochen lang zwangsweise gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Vo — Vu Vertikale. o Konvexseite (morph. Oberseite), u. Konkavseite, c Kollenchym, b Bast (Klinostatenversuch).

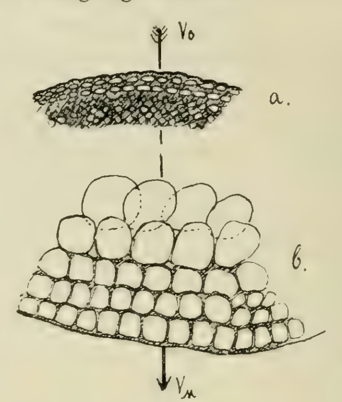



Fig. 2a u. b.
Blattstiel von Abutilon Darwinii. Kollenchym aus Fig. 1. a. Stück aus der Konvexseite (o), b. Stück aus der Konkavseite (u), Vo—Vu Vertikale Vergr. 165.

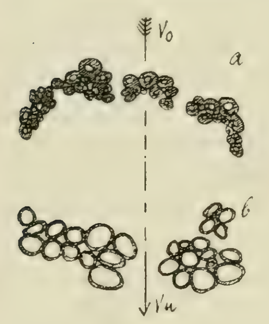



Fig. 3a u. b.
Blattstiel von Abutilon Darwinii. Bastbündel aus Fig. 1. a. Stück aus der Konvexseite (o), b. Stück aus der Konkavseite (u), Vo—Vu Vertikale Vergr. 165.

Die Spannungsdifferenz bringt also bei Blattstielen ohne Einwirkung der Schwerkraft eine anatomische Veränderung hervor. Es muß bei dieser Reaktion sowohl eine Zug- als auch Druckspannung irgend wie beteiligt sein. Von Bedeutung ist sicherlich die Differenz von Zug und Druck: vielleicht werden durch diese ungleiche Inanspruchnahme, also durch eine Unterschiedsempfindung bestimmte Reizanstöße gewonnen.[1])

Bücher[2]) beobachtete bei gewaltsamer Krümmung parallelotroper Krautsprosse den gleichen Reaktionserfolg und bezeichnete ihn als Kamptotrophismus. Er gibt uns folgende Definition: Mit Kamptotrophismus bezeichnen wir den Reaktionserfolg, den eine gewaltsame Krümmung wachstumsfähiger, orthotroper Krautsprosse in der Krümmungszone hervorruft, der in unserem Falle in einer Förderung der

---

[1]) Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 669.

[2]) Bücher, l. c. S. 280.

Wandverdickungen der konvexen Seite, bei relativ kleiner Zellweite, und in einer verminderten Ausbildung der Wandverdickungen der konkaven Seite, bei relativ großer Zellweite, alles im Vergleich zum gleichalterigen Normalsprosse, besteht.

Wie schon gesagt zeigten radiäre und dorsiventrale Blattstiele bei gewaltsamer Krümmung in bezug auf die Ausbildung der Zellweiten und Zellwandverdickungen der mechanischen Elemente analoge Reaktionen. Die erhaltenen anatomischen Veränderungen glichen denen der Blattstiele in horizontaler Zwangslage und berechtigten dazu, auch bei Blattstielen von einem Kamptotrophismus zu sprechen.

Durch Vergleich der kamptotrophischen und geotrophischen Reaktionserfolge fand ich, daß die Oberseite eines in horizontaler Zwangslage gehaltenen Blattstieles der Konvexseite, die Unterseite der Konkavseite analog ist. Die Übereinstimmung folgte auch schon aus der oben angegebenen Verteilung von Zug- und Druckspannung gekrümmter oder in horizontaler Zwangslage gehaltener Blattstiele.

Bei den Versuchen am Klinostaten wurden folgende zwei Orientierungen der morphologischen Oberseite in der Krümmungsebene vorgenommen:

1. Die morphologische Oberseite des Blattstieles wurde bei der Krümmung zur Konvexseite.
2. Die morphologische Oberseite des Blattstieles wurde bei der Krümmung zur Konkavseite.

Als Reaktionserfolg ergaben die beiden Anordnungen sowohl bei radiären als auch bei dorsiventralen Blattstielen eine Förderung der Wandstärken der mechanischen Elemente auf der Konkavseite bei relativ kleinem Lumen. (Hier und im folgenden ist der Kürze halber nur von der Förderung der einen Seite die Rede. Natürlich ist dann jedesmal auf der Gegenseite eine Hemmung der Wandverdickung bei relativ großer Zellweite zu konstatieren.)

Ich hatte bei der Besprechung der Resultate an Blattstielen in horizontaler Zwangslage darauf hingewiesen, daß es der eintretenden Torsion wegen nur schwer möglich war einen radiären oder dorsiventralen Blattstiel mit der morphologischen Oberseite nach unten in horizontale Zwangslage zu bringen. Bei gewaltsamer Krümmung bot es dagegen keinerlei Schwierigkeiten, die morphologische Oberseite zur Konkavseite zu machen, sie also den gleichen Spannungsverhältnissen auszusetzen wie die Unterseite bei geotrophischer Reizlage. Die Resultate glichen denen, die ich bei einer Wahl der morphologischen Oberseite zur Konvexseite erhielt. Eine Torsion konnte nicht eintreten, weil die Drehung der horizontalen Klinostatenachse die einseitige Wirkung der

Schwerkraft, die als hauptsächlichste Ursache für eine Torsion der Blattstiele in Frage kommt, ausschaltete[1]).

Zunächst will es scheinen, als ob Blattstiele, deren morphologische Oberseite Konkavseite geworden ist, auf der Konvexseite mehr verdickte mechanische Elemente anlegen, als Blattstiele, deren morphologische Oberseite Konvexseite ist. Diese Erscheinung hat ihren Grund in einer unterschiedlichen Ausbildung der Festigungselemente auf Ober- und Unterseite normaler Blattstiele.

Es fanden sich bei einer anatomischen Untersuchung normaler Blattstiele, mochten sie radiären oder dorsiventralen Bau besitzen, daß sowohl das Holz als auch der Bast auf der morphologischen Unterseite etwas stärker entwickelt war als auf der Oberseite. Gut sichtbar war dieser Unterschied bei Blattstielen, deren Festigungselemente radiär angeordnet waren. Weniger auffällig infolge der Anordnung des mechanischen Gewebes sind die Unterschiede bei den dorsiventralen Blattstielen. Vorhanden waren sie aber bei allen von mir zu Versuchen verwendeten Blattstielen.

Wird daher bei der Krümmung die morphologische Unterseite zur Konvexseite, so werden mehr Festigungselemente einer, die Wandverdickungen fördernden Reizung ausgesetzt, als es bei entgegengesetzter Orientierung der Fall ist. Natürlich werden auch hier, wie bei allen anderen von mir angestellten Versuchen, nur schon vorhandene Elemente weiter gebildet und verstärkt, niemals aber neue angelegt[2]).

Eine mit großer Regelmäßigkeit bei allen meinen Versuchen wiederkehrende Erscheinung will ich an dieser Stelle noch erwähnen. Die Blattstiele wurden durch die Krümmung oder die horizontale Zwangslage im Längswachstum nicht unbeträchtlich gehemmt[3]). Blattstiele von Abutilon Darwinii z. B., waren anfangs 3 cm lang. Nach der Beendigung des Versuches hatte sie eine Länge von 4 cm, während gleichgroße, derselben Pflanze angehörige Blattstiele unter normalen Bedingungen in der gleichen Zeit um wenigstens 2 cm gewachsen waren. Im Querschnitt hingegen waren die Objekte in der Krümmungszone oder in der Hauptwachstumszone etwa doppelt so stark, wie normale Blattstiele in gleicher Zone; eine Erscheinung, die hauptsächlich ihren Grund in der schon oft erwähnten Kollenchymwucherung hat.

Schwerkraft und gewaltsame Krümmungen rufen in Blattstielen analoge Reaktionen hervor. Es muß deshalb möglich sein, die

---

[1]) Schwendener und Krabbe, Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abhandlung der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1892. I, S. 47.

[2]) Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd II, S. 149.

[3]) Bücher, l. c S. 337; auch Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II, S. 148.

kamptotrophische und geotrophische Reizungen zu kombinieren. Eine solche Kombination würde z. B. eintreten, wenn ich einen Blattstiel in der Vertikalebene krümme. Der Blattstiel wird hierbei durch die Krümmung einer kamptotrophischen Reizung unterworfen; er unterliegt aber auch einer geotrophischen Reizung, denn durch die Krümmung ist der Blattstiel aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage gebracht worden. Im folgenden sind aus der großen Zahl der Möglichkeiten drei Grenzfälle herausgegriffen worden.

## Gleichsinnige Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

Krümmt man einen jungen Blattstiel von Abutilon Darwinii aus der Normallage um 90° nach abwärts und hält man ihn durch Längszug in dieser Zwangslage fest, so tritt nach 3—4 Tagen auf der Konkavseite eine Kollenchymwucherung ein, die 1 cm vor der Krümmung beginnt und sich, allmählich abnehmend, bis zur Blattlamina verfolgen läßt. Untersucht man den drei Wochen lang zwangsweise gekrümmten Blattstiel, so findet man auf Querschnitten durch die Krümmungszone eine Förderung der Wandverdickungen der Festigungselemente auf der Konvexseite. Auf der Konkavseite tritt die schon oft geschilderte Wucherung des mechanischen Gewebes auf (s. Fig. 1—3). Die anatomischen Unterschiede beginnen 1 cm vor der Krümmungszone, erreichen in der Mitte der Krümmung ihre stärkste Ausbildung und nehmen nach der Blattlamina zu etwas ab, lassen sich aber bis zu derselben nachweisen.

Blattstiele von dorsiventralem Bau zeigen bei analoger Krümmung die gleiche Reaktion.

Bei einer Orientierung des gekrümmten Blattstieles, wie oben, unterliegt ohne Frage der Blattstiel sowohl einer geotrophischen als auch einer kamptotrophischen Reizung. Der Blattstiel wird in der Krümmungszone und oberhalb derselben aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage gebracht. Die hierdurch induzierte geotrophische Reizung bewirkt auf der Konvexseite und auf der Obereite des schräg nach unten gerichteten vorderen Teiles des Blattstieles eine Membranverdickung der Festigungselemente. In der Krümmungszone ruft aber auch die kamptotrophische Reizung auf der Konvexseite eine Förderung der mechanischen Elemente hervor.

Die geotrophische Reizung unterstützt somit in der Krümmungszone die Reaktion der kamptotrophischen Reizung. Es tritt eine Summation ein. Eine Folge dieser gleichsinnigen Wirkungen der beiden Reaktionsbestrebungen ist eine schnellere, äußerlich sichtbare Reaktion des

ganzen Blattstieles. (3—4 Tage gegenüber 4—5 Tagen bei Versuchen auf dem Klinostaten.)

Die Wandverdickungen der Festigungselemente auf der Konvexseite sind außerdem stärker ausgebildet als bei gleichlangen Versuchen mit geo- oder kamptotrophischer Reizung.

Der Teil des Blattstieles oberhalb der Krümmung läßt nur eine Reaktion des Schwerkraftreizes erkennen. Daß wir es hier nicht mit dem Ausklingen der kamptotrophischen Reizung zu tun haben, geht aus den Versuchen am Klinostaten hervor. Es blieben bei diesen Versuchen die anatomischen Veränderungen hauptsächlich auf die Krümmungszone beschränkt (s. S. 307).

Von der Basis bis kurz vor die Krümmungszone treten bei Untersuchungen über gleichsinnige Wirkungen gewöhnlich keine anatomischen Veränderungen ein. Diese Erscheinung erklärt sich nicht etwa durch eine mangelnde Reaktionsfähigkeit dieser Blattstielpartien, die schon vor Beginn des Versuches ihr Längenwachstum eingestellt haben (s. S. 304), sondern auf folgende Weise: Der Blattstiel wird, wie oben gesagt in seiner Hauptwachstumszone um 90° aus der Normallage nach abwärts gekrümmt. Der untere Teil des Blattstieles verbleibt also in seiner geotropischen Gleichgewichtslage und unterliegt daher keiner anderweitigen geotrophischen Reizung. Soweit er einer kamptotrophischen Reizung unterliegt, zeigt er auch die entsprechenden Reaktionen.

Im Verlauf der Untersuchungen über gleichsinnige Wirkungen verwendete ich folgende zwei Arten der Anordnung von Ober- und Unterseite der gekrümmten Blattstiele.

1. Der Blattstiel wurde in der Vertikalebene so gekrümmt, daß die morphologische Oberseite und Konvexseite zusammenfielen und zenitwärts gerichtet waren.

2. Die morphologische Oberseite wurde zur Konkavseite und zeigte nach unten.

Radiäre wie dorsiventrale Blattstiele ergaben bei den beiden Arten der Anordnung die gleichen Resultate, also immer eine Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente auf der Konvexseite und auf der Oberseite der abwärts gezogenen Blattstielzone.

Die schon oft erwähnte Torsion der Blattstiele um ihre Längsachse setzte gewöhnlich dann ein, wenn die morphologische Oberseite bei der Krümmung Konkavseite geworden war. Besonders bei dorsiventralen Blattstielen bewirkte dann die eintretende Torsion, daß die Symmetriebene des Blattstieles auf der Krümmungsebene senkrecht stand. (Zu Anfang des Versuches fielen die beiden Ebenen natürlich zusammen.) Eine weitere Torsion machte in der Krümmungszone die Glasröhre, über die der Blattstiel gezogen worden war, unmöglich,

denn der im Durchschnitt höhere als breite Blattstiel lag nunmehr mit einer seiner breiten Seiten auf. Die sich so ergebende Krümmungsanordnung war von Interesse, weil sie es ermöglichte, auch bei dorsiventralen Blattstielen etwa die gleiche Zahl der Festigungselemente auf Konvex- und Konkavseite einer kamptotrophischen Reizung zu unterwerfen. Die Resultate entsprachen in prinzipieller Hinsicht den anfangs geschilderten.

Die Untersuchungen über gleichsinnige Wirkungen, die ich zuerst bei Blattstielen von Abutilon Darwinii, Phaseolus multiflorus und Pelargonium anstellte, dehnte ich später auf Blattstiele von Bäumen aus.

In Bezug auf die Anordnung der mechanischen Elemente sind diese Blattstiele sehr verschieden gebaut. Gleichwohl lassen sie sich zu folgenden zwei Gruppen zusammenschließen.

1. Gruppe: Die Blattstiele zeigen äußerlich radiären oder schwach dorsiventralen Bau und besitzen peripher ringförmig angeordnete Festigungselemente. Sie ähneln im Bau den dikotylen Stämmen. Zu ihnen gehören Sparmannia africana, Aesculus Hippocastanum, Tilia americana.

2. Gruppe: Die Blattstiele haben äußerlich ausgesprochen dorsiventralen Bau. Die morphologische Oberseite ist gewöhnlich durch eine über die ganze Länge des Blattstieles verlaufende Rinne gekennzeichnet. Die Festigungselemente sind auf der Außenseite des sichelförmigen zentralen Gefäßbündels, dessen Hörner und dessen konkave Seite der morphologischen Oberseite zugewendet ist, zu finden. Zwei weitere kleinere Gefäßbündel verlaufen in den beiden sich rechts und links der erwähnten Rinne emporwölbenden Wülsten. Diesen Bau besitzen die Blattstiele von Acer Pseudoplatanus und campestre, Populus alba, Syringa vulgaris, Sambucus glauca und nigra.

Die Blattstiele mit peripheren Festigungselementen ergaben bei gewaltsamer Krümung Resultate, die denen von Abutilon Darwinii entsprachen, wenigsten im Kollenchym und im Bast. Der Holzkörper wies nicht immer eine analoge Reaktion auf. So waren bei Sparmannia africana und Tilia americana immer die Holzzellen der konvexen Seite in ihren Wandverdickungen gefördert, bei Aesculus hingegen trat immer in den Holzzellen der erdwärts gewendeten Seite, gleichgiltig ob letztere konvex oder konkav war, eine Zunahme der Wandverdickungen ein.

Blattstiele mit zentralem sichelförmigen Gefäßbündel zeigten bei gewaltsamer Krümmung auf der Konvexseite ebenfalls eine gesteigerte Wandverdickung der Festigungselemente. Wurde bei der Versuchanordnung die morphologische Oberseite Konvexseite, so konnten folgende anatomische Veränderungen beobachtet werden:

Die Hörner des sichelförmigen Gefäßbündels verbreiterten und

verlängerten sich. Sie stellten vor allem durch ihre Verlängerung eine Verbindung her mit den Gefäßbündeln, die längs der beiden dorsalen Wülste verliefen. Im Querschnitt nahm die Sichel die Form eines großen lateinischen U an. Die offene Seite des U war dabei der konvexen Rückseite zugekehrt.

Bei der Vergrößerung und Verlängerung handelte es sich aber keineswegs um eine Neubildung von Festigungselementen, sondern die Verbindung der beiden dorsalen Gefäßbündel mit dem Zentralbündel wurde durch eine Verholzung der zwischenliegenden Parenchymzellen herbeigeführt. (s. S. 302.) Im Übrigen war diese Verholzung nur schwach und bildete sich selbst bei Versuchen von drei Monaten Dauer nicht weiter aus.

Die Blattstiele mit zentralem Gefäßbündel zeigten also bei gewaltsamer Krümmung in ihren anatomischen Veränderungen eine gewisse Übereinstimmung mit Blattstielkletterern[1]).

Haben z. B. Blattstiele von Solanum jasminoides, einem typischen Blattstielkletterer, eine Stütze umfaßt, so lassen in der Krümmungszone die Parenchymzellen zwischen den ebenfalls sichelförmigen Gefäßbündeln eine Verholzung erkennen, die nach kurzer Zeit zu einem lückenlosen, ringförmigen Zusammenschluß des Holzkörpers führt[2]). Wir haben es vermutlich bei den Blattstielkletterern mit einer besonders stark ausgeprägten Reaktionsfähigkeit für kamptotrophische Reizungen zu tun, denn bei den von mir untersuchten Blattstielen kam es niemals zu einem ringförmigen Zusammenschluß der halbmondförmig angeordneten Festigungselemente. Außerdem trat bei Blattstielen von Solanum jasminoides der Zusammenschluß der Gefäßbündel in der Krümmungszone immer ein, während in den Blattstielen mit zentralem Gefäßbündel die geschilderten anatomischen Veränderungen nur beobachtet werden konnten, wenn morphologische Oberseite und Konvexseite zusammenfielen. Bei entgegengesetzter Orientierung flachte sich das sichelförmige Gefäßbündel ab. Durch die Wucherung des Gewebes auf der Konkavseite erschienen die Hörner verkürzt und auseinandergerückt. Eine Verbindung mit den dorsalen Gefäßbündeln wurde nicht angelegt.

Wenn wir es auch bei Blattstielkletterern mit einer, wie schon gesagt, gesteigerten Reaktionsfähigkeit für kamptotrophische Reizungen zu tun haben, so ist ohne Frage auch der Kontaktreiz von großem Einfluß auf die Ausbildung der Festigungsgewebe[3]). Die Ähnlichkeit

---

[1]) Derschau, Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Diss. Leipzig. 1893. S. 18; auch Darwin, Bewegung und Lebensweise der Pflanzen. 1876. S. 58.

[2]) Derschau, l. c. S. 18 und Darwin, l. c. S. 58.

[3]) Derschau, l. c. S. 14.

der anatomischen Veränderung eines gekrümmten Blattstieles und eines Blattstielkletterers, der eine Stütze erfaßt hat, berechtigen deshalb zu der Frage: „Ist auch für Blattstiele ein Kontakt mit der Glasröhre, über die die Krümmung vorgenommen wurde, von Bedeutung und hat er einen Einfluß auf die Ausbildung des mechanischen Gewebes?“ Die Beantwortung dieser Frage war um so wichtiger, als Worgitzky bei Blattstiel und Rankenkletterern fand, daß die Ranken oder Blattstiele, die gefaßt haben, auf der konkaven Seite als häufigstes Charakteristikum in radiärer Richtung eine Streckung des kollenchymatischen Gewebes aufweisen. Sie stellen so ein Gewebepolster her, das gegen Verletzung an der Stütze schützt und eine möglichst innige Berührung zwischen Ranke und Stütze herbeiführen soll[1]). Ähnliche Schwellungen und Streckungen des kollenchymatischen Gewebes auf der Konkavseite wurden auch an den über Glasröhren gekrümmten Blattstielen beobachtet. Es wurden daher, um festzustellen, ob nicht Kontaktreiz als wirkender Faktor mit in Anschlag gebracht werden mußte, die Blattstiele mit der Hand gekrümmt und durch Lederschlingen oder Garnfäden in der Zwangslage festgehalten. Die Resultate dieser Versuche glichen denen, die ich bei einer Krümmung über Glasröhren, also mit Kontakt erhalten hatte, und bewiesen, daß ein Einfluß des Kontaktes etwa im Sinne Derschaus oder Worgitzkys nicht vorhanden war.

## Antagonistische Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

Zwangsweis gekrümmte Blattstiele von Abutilon Darwinii wurden so orientiert, daß die Konvexseite nach unten zu liegen kam. Die Blattstiele zeigten nach 5—7 Tagen in der Krümmungszone eine Kollenchymwucherung der nach oben gerichteten konkaven Seite. Diese Wucherung begann einen Zentimeter vor der Krümmungszone und klang kurz hinter derselben aus. Bis zur Blattlamina, weniger auffällig bis zum Blattstielgrund, folgte sodann eine Wucherung des Kollenchyms der nach unten gewendeten Seite des Blattstieles.

In der Krümmungszone fand sich auf der Konvexseite bei einer anatomischen Untersuchung eine Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente. Am deutlichsten sichtbar waren sie im Kollenchym. Bast- und Holzzellen der Konvex- und Konkavseite unterschieden sich weniger durch die stärkeren Membranen als vielmehr durch die Größe der Zellen.

Machte man von der Krümmungszone nach der Blattlamina und dem Blattstielgrunde zu in kurzen Zwischenräumen Querschnitte, so

[1]) Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887. S. 50 ff.

fand man, daß mit dem Ausklingen des Krümmungsreizes die anatomischen Veränderungen auf Konvex- und Konkavseite abnahmen. Etwa 1 cm oberhalb und unterhalb der Krümmung zeigte sich eine Zone, die keinerlei anatomische Unterschiede der antagonistischen Seiten erkennen ließ. Auf diese Zone, die 3—5 mm lang war, folgte bis zur Blattlamina, resp. bis zum Blattstielgrund eine Förderung des mechanischen Gewebes auf der zenitwärts gerichteten Seite. Folgende anatomische Veränderungen traten also vom Blattstielgrund bis zur Lamina auf: Förderung des mechanischen Gewebes der Oberseite — eine Zone ohne anatomische Veränderungen — Förderung der Festigungselemente auf der nach unten gerichteten Konvexseite — eine Zone ohne anatomische Veränderungen — Förderung der mechanischen Elemente der Oberseite.

Dorsiventrale Blattstiele ließen die gleichen Reaktionen erkennen. Ebenso galt, was im vorigen Kapitel über den Einfluß der geotropischen Torsionen gesagt wurde, auch für die Untersuchungen über antagonistische Wirkungen.

Die folgenden zwei Arten der Orientierung der morphologischen Oberseite des gekrümmten Blattstieles kamen bei den Versuchen zur Anwendung.

1. Die morphologische Oberseite wurde Konvexseite und war erdwärts gerichtet.
2. Die morphologische Oberseite wurde Konkavseite und zeigte nach oben.

Die Resultate der nach diesen beiden Anordnungen angestellten Versuche waren immer denen gleich, die ich von Abutilon Darwinii beschrieben habe.

Es ist ohne weiteres klar, daß bei einer Orientierung der Konvexseite nach unten die geotrophische Reizung der kamptotrophischen entgegenwirken mußte. Dieses Entgegenwirken machte sich zunächst durch eine verlängerte Reaktionszeit (5—7 Tage gegenüber 3—4 Tagen bei gleichsinnigen Wirkungen) bemerkbar. In anatomischer Hinsicht konnte in der Krümmungszone nur eine geringe Gegenwirkung der geotrophischen Reizung beobachtet werden. Die Zellwände der Festigungselemente auf der Konvexseite waren weniger stark verdickt als bei gleichlangen Versuchen mit gleichsinnigen Wirkungen.

Anders lagen die Verhältnisse außerhalb der Krümmungszone. Mit dem Ausklingen der kamptotrophischen Reizung wurde die geotrophische Reizung wirksam. In den beiden Zonen, die keinerlei anatomische Unterschiede von Ober- und Unterseite besaßen, hoben die beiden Reizungen einander auf. Von diesen Zonen bis zum Blattstielgrund, resp. bis zur Lamina herrschte sodann die geotrophische Reizung vor.

Im Gegensatz zu den Resultaten bei gleichsinnigen Wirkungen zeigte der Blattstiel auf seiner ganzen Länge Reaktionen. Es war dies eine Folge der Orientierung des Blattstieles, durch die derselbe gewöhnlich vollständig aus seiner geotropischen Gleichgewichtslage gebracht wurde (s. Mth. S. 332).

Die Untersuchungen wurden mit gleichem Erfolge auf Blattstiele von Bäumen ausgedehnt. Die Resultate lieferten den Beweis für die auf Seite 306 ausgesprochene Behauptung, daß die Schwerkraft auch einen Einfluß auf die anatomischen Veränderungen vom Blattstiele der Bäume habe. Es ließ sich nämlich in den durch Krümmung des Blattstieles in geotrophische Reizlage gebrachten ungekrümmten Partien des Organes immer ein geotrophischer Reaktionserfolg nachweisen.

Die Reaktionsfähigkeit dieser Blattstiele auf die geotrophische Reizung scheint allerdings eine recht geringe zu sein, denn nur Versuche von langer Dauer ließen die entsprechenden Veränderungen erkennen.

## Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

Läßt man bei einem gekrümmten Blattstiel Krümmungsebene und Horizontalebene zusammenfallen, so werden in der Krümmungszone die kamptotrophische und geotrophische Reizung senkrecht zueinander angreifen. Die Reaktion muß deshalb einen bestimmten Aufschluß über die Stärke der beiden Reaktionsbestrebungen geben. Als Resultante der beiden wirkenden Reizungen läßt sich dann gewöhnlich eine Zone stärkster Förderung des mechanischen Gewebes feststellen. Ist diese Zone nach der Konvexseite verschoben, so hat der Krümmungsreiz den vorwiegenden Einfluß besessen, finden sich aber die meisten verdickten mechanischen Elemente auf der Oberseite, so hat die Schwerkraft die stärkste Reaktion ausgelöst.

Die Resultate lassen sich nach zwei Haupttypen anordnen. Der eine Typus tritt sehr deutlich bei Sparmannia africana in die Erscheinung. Bei diesen Blattstielen war fast ausschließlich das Festigungsgewebe der Konvexteite in seiner Wandstärke gefördert. Die geotrophische Reizung hatte also einen sehr geringen Einfluß.

Ein guter Vertreter des anderen Typus ist Abutilon Darwinii. Die geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen sind fast gleich stark. Die Festigungselemente der Konvexseite und der Oberseite zeigen eine Förderung der Wandstärke. Gleichwohl sind die Verstärkungen der Festigungselemente ein wenig mehr nach der Konvexseite hin ausgebildet. Der kamptotrophische Reaktionserfolg ist, wie auch aus den anatomischen Veränderungen dieser Blattstiele

bei antagonistischen Wirkungen hervorgeht, etwas größer als der Reaktionserfolg der Schwerkraft.

Die übrigen von mir untersuchten Blattstiele konnten einer dieser beiden Hauptformen zugeordnet werden. Einen Typus, wie ihn Bücher[1]) beschreibt, bei dem der Krümmungsreiz ohne Einfluß ist, konnte ich nicht finden. Ich bin überzeugt, daß keiner der von mir zu Versuchen verwendeten Blattstiele dieser Bedingung entspricht. Wenn ich auch nicht alle Blattstiele, mit denen ich bei meinen sonstigen Versuchen arbeitete, nach der oben beschriebenen Weise krümmte, so geht aus den Versuchen über antagonistische Wirkungen (s. S. 315) hervor, daß in der Krümmungszone die kamptotrophische Reaktionsbestrebung immer die geotrophische übertrifft.

## Über die Reaktionszeiten.

Aus den Untersuchungen ergibt sich, daß die Reaktionszeit, d. h. die Zeit vom Beginn der Reizung bis zum ersten äußerlich sichtbaren Erfolg nicht für alle Versuchsanordnungen die gleiche ist. Es konnten folgende Zeiten festgestellt werden: Bei geotrophischer Zwangslage tritt ein äußerlich sichtbarer Reaktionserfolg bei Blattstielen von Abutilon Darwinii nach 4—5 Tagen ein, bei gleichsinnigen Wirkungen nach 3—4 Tagen, bei antagonistischen Wirkungen nach 5—7 Tagen und bei Untersuchungen auf dem Klinostaten nach 4—5 Tagen.

## Modifikation des radiären und dorsiventralen Baues der Blattstiele bei gewaltsamer Krümmung oder geotrophischer Reizlage.

Zunächst will ich die Modifikation des radiären Baues besprechen. Schon Ricome[2]) wies darauf hin, daß ehemalig radiäre Fruchtstiele, welche gezwungen wurden, wagrecht zu wachsen, sich abplatteten und dorsiventralen Bau zeigten. Analoge Beobachtungen konnte ich bei radiären Blattstielen in horizontaler Zwangslage oder bei gewaltsamer Krümmung machen. Die Kollenchymwucherungen der Unter- resp. Konkavseite bewirkten die Ausbildung einer Bauch- und Rückenseite. Der Schwerkraft- und Krümmungsreiz induzierte somit bei radiären Blattstielen eine labile Dorsiventralität, die sich natürlich bei einer Änderung der wirkenden Induktion modifizieren ließ[3]).

Auch bei dorsiventralen Blattstielen war die Möglichkeit einer Modifikation der fraglichen Eigenschaft gegeben. Doch waren die

---

[1]) Bücher, 1 c. S. 295.

[2]) Ricome, Recherches experimentales sur la symétrie des rameaux floraux. Ann. des sc. nat. Serie VIII. tome VII. S. 393.

[3]) Pfeffer, Pfl.-Phys. 1904. Bd. II. S. 681.

Bedingungen hierfür nicht so einfach wie bei radiären Blattstielen. Vor allem mußte ein Unterschied zwischen einer Modifikation der morphologischen und der anatomischen Dorsiventralität gemacht werden.

Ricome[1]) und Keller[2]) fanden, daß plagiotrope dorsiventrale Fruchtstiele, die vertikal nach oben zu wachsen gezwungen waren, einen Ausgleich der unterschiedlichen Ausbildung von Ober- und Unterseite zeigten. Die Organe wurden radiär oder wenigstens im radiären Sinne verändert. Hingegen nahm der Unterschied zwischen Bauch- und Rückenseite der Organe bei einer Abwärtskrümmung über ihre plagiotrope Gleichgewichtslage hinaus zu. Die dorsiventralen Blattstiele ließen, wenigstens in ihrem morphologischen Bau, ähnliche Veränderungen erkennen.

Fiel bei der Krümmung eines Blattstieles (Phaseolus) morphologische Oberseite und Konvexseite zusammen, so wurde durch die Wucherung des mechanischen Gewebes sowohl die morphologische als auch die anatomische Dorsiventralität verschärft (s. Fig. 4b).

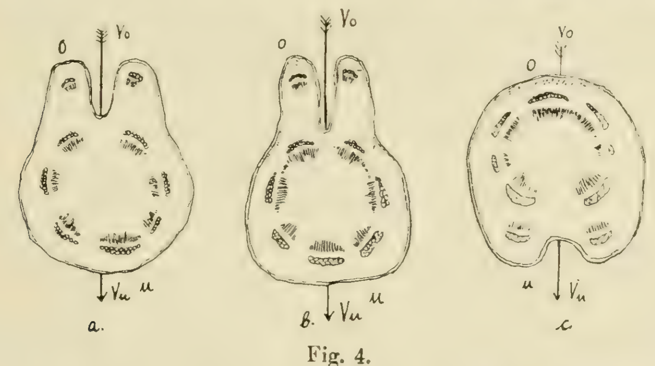



Fig. 4.

Blattstiele von Phaseolus multiflorus. Halbschem. Querschn.

a. Normaler Blattstiel.

b. Querschnitt aus der Hauptkrümmungszone eines acht Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstieles. Morphologische Oberseite = Konvexseite.

c. Querschnitt aus der Hauptkrümmungszone eines acht Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstieles. Morphologische Oberseite = Konkavseite.

Vo—Vu Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Immer die gleiche Zone.

Anders lagen die Verhältnisse bei einer Krümmung, durch die die morphologische Oberseite Konkavseite wurde. Die Rinne, die längs der Rückenseite verlief, wurde durch die Wucherung der Gewebe auf der Konkavseite weniger tief. Der Blattstiel wurde dem morphologisch radiären Bau genähert. Anatomisch bildete sich auch hier infolge Wandverdickungen auf der Konvexseite eine Verschärfung der Dorsiventralität aus (s. Fig. 4c). Ich bespreche nur die Veränderung

[1]) Ricome, l. c. S. 393. [2]) Keller, l. c. S. 56.

bei gewaltsamer Krümmung, da die der horizontalen Zwangslage analog war (s. S. 309).

Wuchsen die Blattstiele zwangsweise vertikal nach oben, so fand sich gleichfalls die morphologische Dorsiventralität abgeschwächt. Junge Blattstiele nahmen oft fast drehrunde Gestalt an. Die anatomische Dorsiventralität wurde aber im Vergleich zu normalen Blattstielen nicht geändert.

Inwieweit bei diesen Veränderungen eine einseitige Lichtwirkung mit im Spiele war, wurde nicht näher untersucht; doch ergaben Versuche, die mit gekrümmten Objekten auf der senkrecht zum einfallenden Lichte stehenden horizontalen Klinostatenachse ausgeführt wurden, die nämlichen Veränderungen, obgleich ja bei ihnen die einseitige Lichtwirkung aufgehoben war[1]). Auf keinen Fall sind die Wirkungen der einseitigen Beleuchtung von so weitgehender Bedeutung für die Ausbildung der Dorsiventralität, wie bei den Stengeln von Hedera Helix. Diese Stengel bleiben nach Czapek[2]) am Klinostaten bei allseitig gleicher Beleuchtung radiär, durch einseitige Beleuchtung wird jedoch eine labile Dorsiventralität induziert und im Zusammenhange damit eine plagiotrope Orientierung der Sprosse verursacht[3]).

## Einfluß von Beleuchtung.

Wortmann[4]), Ball[5]) und Bücher[6]) fanden bei vertikaler Zwangslage und einseitiger Beleuchtung parallelotroper Stengel auf der belichteten Seite eine Förderung der Wandverdickung des mechanischen Gewebes, während die verdunkelte Seite jedesmal eine Wucherung der entsprechenden Elemente zeigte. Ricome[7]) und Keller[8]) stellten sodann einen Einfluß der Beleuchtung auf die Ausbildung der Dorsiventralität von Blütenstandachsen fest, und Massart[9]) konnte bei Ficus repens eine durch einseitige Beleuchtung hervorgerufene Hypotrophie beobachten.

Um auch bei Blattstielen den Einfluß einseitiger Beleuchtung bei Hinderung der heliotropischen Krümmung studieren zu können, stellte ich folgende Untersuchungen an.

Ich setzte Blattstiele einseitiger, seitlicher Beleuchtung aus (s. Meth. S. 343) und hinderte sie durch Zug in der Richtung ihrer Längsachse

[1]) Sachs, Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen. Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg 1882. Bd. 2, S. 216.

[2]) Czapek, Sitzungsbericht der Wiener Akademie 1895. Bd. 104, Abt. I. S 236.

[3]) Sachs, Arbeiten des bot. Inst. i. Würzburg 1882 Bd. II, S. 267.

[4]) Wortmann, l. c. S. 819. [5]) Ball, l. c. S. 335.

[6]) Bücher, l c. S. 298. [7]) Ricome, l. c. S. 393.

[8]) Keller, l. c. S. 15.

[9]) Massart, Mém. cour. de l'acad. roy. d. Belg. 02, S. 36.

die angestrebte heliotropische Krümmung auszuführen. Nach 10 bis 14 Tagen fand ich die belichtete Seite in der Ausbildung der Wandverdickungen der mechanischen Elemente gefördert. Auf der verdunkelten Seite traten nur weitlumige, dünnwandige Zellen auf. Diese anatomischen Unterschiede ließen sich auch in den nicht mehr heliotropisch reaktionsfähigen Teilen des Blattstieles sowie bei Blattstielen mit Gelenken feststellen. Ebenso zeigten radiäre und dorsiventrale Blattstiele den gleichen Reaktionserfolg.

Die einseitige Beleuchtung ruft also die gleichen Veränderungen im Festigungsgewebe hervor, wie die Schwerkraft. Die Resultate berechtigen uns, auch bei Blattstielen einen dem Geotrophismus analogen Heliotrophismus anzunehmen.

Bei den Versuchen hatte ich zunächst die beiden, senkrecht zur Symmetrieebene des Blattstieles stehenden Flanken einer einseitigen Beleuchtung ausgesetzt. Es geschah dies, um möglichst die Reizung auf Seiten wirken zu lassen, die unter normalen Bedingungen gleiche Beleuchtung erfuhren.

Da bei Blattstielen die morphologische Oberseite mehr Licht erhält, als die Unterseite, so fragt es sich, inwieweit die beiden Seiten gegen den heliotrophischen Reaktionserfolg unterschiedlich empfindlich sind. Ich beleuchtete deshalb Blattstiele (Phaseolus), die durch Längszug an jeder heliotropischen Krümmung verhindert waren, einmal ausschließlich von oben, das andere Mal von unten.

Die erste Art der Beleuchtung ergab nur eine minimale Förderung der Festigungselemente auf der beleuchteten morphologischen Oberseite. Auch die Unterseite zeigte nur geringe Wucherungen des mechanischen Gewebes. Die zweite Art der Beleuchtung rief dagegen einen stärkeren Reaktionserfolg hervor. Die mechanischen Elemente der beleuchteten morphologischen Unterseite wiesen sehr starke Wandverdickungen bei relativ kleinem Lumen auf. Die entsprechenden Elemente der Gegenseite besaßen bei größerem Lumen überhaupt keine Membranverdickungen.

Ober- und Unterseite eines Blattstieles sind also gegen eine heliotropische Reizung unterschiedlich empfindlich, während sie bei geo- oder kamptotrophischer Reizung in bezug auf die Tendenz ihrer Reaktion gleiche Resultate lieferten (s. S. 312).

## Geotrophische Erfolge an orthotropen Stengeln bei intermittierender Reizung antagonistischer Seiten.

Bücher[1]) hatte zum näheren Studium der geotrophischen Reaktionserfolge Hypokotyle von Ricinus communis und Epikotyle von Phaseolus

---

[1]) Bücher, l. c. S. 287.

multiflorus in horizontaler Zwangslage abwechselnd um 180° gedreht, also beide Seiten gleichlang aufwärts und abwärts gewendet. Bei zweistündiger Intermittierung fand er, selbst bei längerer Versuchsdauer, keine anatomische Veränderung. Bei 24 stündiger Intermittierung trat bei Ricinus communis eine geringe Dickenzunahme der Organe in der Angriffsrichtung der geotropischen Reizung ein, ohne daß anatomische Veränderungen der betreffenden Seite sich feststellen ließen. Auch bei Epikotylen von Phaseolus m. fand er bei 48-stündiger Intermittierung nur eine erhöhte Zunahme des Querschnittes in der Angriffsrichtung der Schwerkraft. Im Querschnitt hatten die Rindengewebe auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten eine größere Flächenausdehnung angenommen, als auf den Flanken. Bücher folgerte aus diesen, von ihm angestellten Versuchen, daß bei kurzen Zeiten der gleichmäßig abwechselnden Reizung antagonistischer Seiten die induzierte Spannung sich ausgleicht und daß die geotrophische Reizung ausklingt, ehe der gereizte Teil wieder in dieselbe Reizlage kommt. Er spricht dabei die Vermutung aus, daß Versuche mit Expositionszeiten, die so lang gewählt werden, daß ein geotrophischer Erfolg eingetreten ist, bevor das Organ in die andere Reizlage übergeht, eventl. auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten den gleichen Erfolg (Förderung der Wanddicke der mechanischen Gewebe gegenüber den beiden Flanken) auslösen müßten.

Da Bücher angibt, daß nach drei Tagen sowohl bei Ricinus c. als auch bei Phaseolus m. in geotrophischer Zwangslage eine deutliche Differenzierung der Ober- und Unterseite eintritt, so wurden zunächst Versuche mit dreitägiger intermittierender Reizung angestellt. Obwohl diese Versuche über die Dauer von zwei Monaten ausgedehnt wurden, zeigten sich auf Querschnitten keinerlei anatomische Veränderungen. Nur das Kollenchym ließ etwas großlumigere Zellen auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten erkennen, als auf den Flanken. Dieses Verhalten des Kollenchyms bewirkte hauptsächlich, daß die Querschnitte ellipsoidische Gestalt besaßen, wobei die große Achse des Ellipsoids in die Richtung des Lotes fiel.

Es wurden nun sehr lange Zwischenzeiten gewählt.

In geotrophischer Zwangslage wurden Hypokotyle von Ricinus communis jeden achten Tag um 180° gedreht und diese intermittierende Reizung 8 Wochen lang fortgesetzt. Mit Absicht wurden acht Tage gewählt, weil sich in dieser Zeit in einfacher horizontaler Zwangslage schon eine starke Differenzierung der opponierten Seiten im Kollenchym und im Bast einstellte. Nach Beendigung des Versuches zeigten die Stengel einen stark ellipsoidischen Querschnitt. Das Kollenchym der aufwärts und abwärts gerichteten Seiten war großlumig und hatte geringere Wandstärke als das der Flanken. Ein entgegensetztes Ver-

halten zeigten die Holz- und Bastzellen. Auf den in der Richtung des Lotes liegenden Seiten besaßen die Bastzellen bedeutend größere

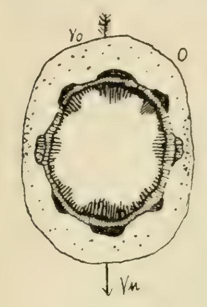



Fig. 5.
Ricinus communis. Halbschem. Quersch. eines 8 Wochen jeden 6. Tag um 180° gedrehten Hypokotyls. Vo—Vu Vertikale, o und u abwechselnd aufwärts und abwärts gerichtete Seiten.

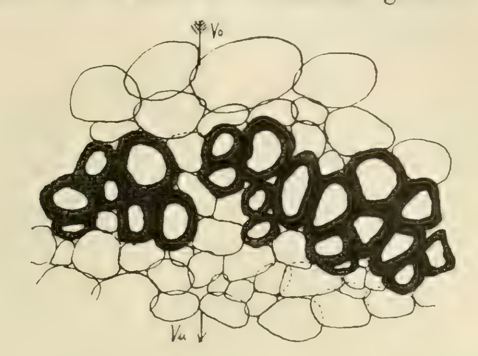



Fig. 6.
Ricinus communis. Bastbündel der abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten aus Fig. 5. Vo— Vu Vertikale. Vergr. 234.

Wandverdickungen als auf den seitlichen Flanken. Die Größe der Zellumina war etwa die gleiche (s. Fig. 6 u. 7).

Die Holzzellen waren auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten stark verdickt auf Kosten der Zellweite (s. Fig. 8),

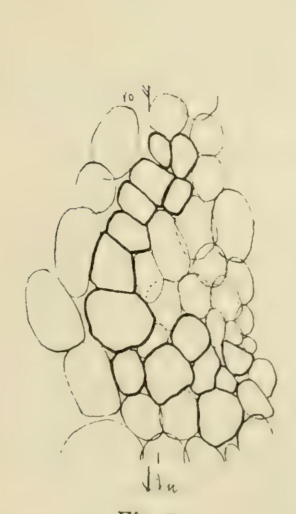


Fig. 7.
Ricinus communis. Bastbündel aus den senkrecht zum Lote stehenden Flanken von Fig. 5. Vo—Vu Vertikale. Vergrößerung 234.

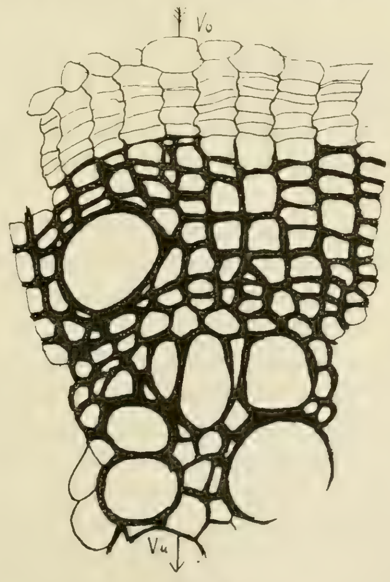



Fig. 8.
Ricinus communis. Stück des Holzkörpers der abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten aus Fig. 5. Vo—Vu Vertikale Vergr. 234.

während auf den beiden senkrecht zum Lote stehenden Flanken bei größerer Zellweite keine oder nur eine geringe Wandverdickung vorhanden war (s. Fig. 9).

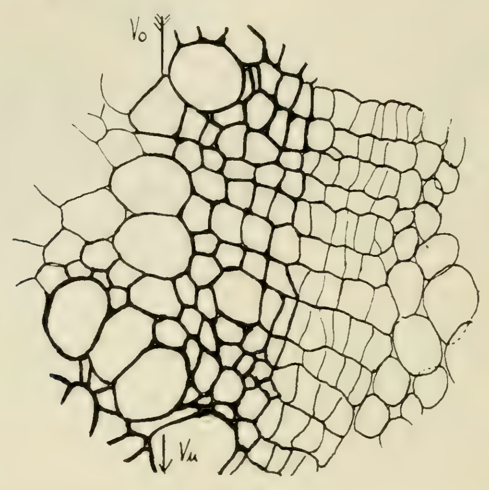



Fig. 9.
Ricinus communis. Stück des Holzkörpers der senkrecht zum Lote stehenden Flanken aus Fig. 5. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 234.

Versuche mit gleichlanger Dauer der intermittierenden Reizungen, die mit Phaseolus multiflorus angestellt und ebenfalls bis zu einer Dauer von 2 Monaten ausgedehnt wurden, ergaben ähnliche Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente.

Die Resultate, die ich bei achttägiger intermittierender Reizung erhalten hatte, entsprachen also ganz der von Bücher ausgesprochenen Vermutung.

Es soll nunmehr die Zeitgrenze festgesetzt werden, bis zu der die einzelnen Reizungen wieder ausklingen.

Wie schon oben gesagt, ergab eine intermittierende Reizung von drei Tagen keine anatomischen Unterschiede der Festigungselemente. Wurde Ricinus communis jeden vierten Tag in horizontaler Zwangslage um 180° gedreht, so trat wohl eine geringe anatomische Veränderung des mechanischen Gewebes auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten im Vergleich zu den senkrecht zum Lote stehenden Flanken ein. Doch waren die Unterschiede sehr gering und selbst Versuche von dreimonatlicher Dauer ergaben keine deutlicheren Resultate. Bei einer intermittierenden Reizung von 5 zu 5 Tagen wurden die Unterschiede schon klarer und deutlicher. Die günstigste Zeit lag zwischen 6 und 8 Tagen. Etwas länger als bei Ricinus communis mußten die Expositionszeiten bei Phaseolus multiflorus gewählt werden, etwa 8—10 Tage.

Auffallend ist, daß die besprochenen Unterschiede erst nach einer Zeit eintreten, die hinter der von Bücher für horizontale Zwangslage angegebenen und durch andere Versuche bestätigten Zeit zurückbleiben. Dieses Verhalten findet vielleicht eine Erklärung wie folgt. Der induzierte Reiz wird jedesmal von den entgegenwirkenden wieder teilweise aufgehoben, ganz besonders natürlich bei kürzeren Reizungen.

Trotz der beschriebenen Vorkehrungen (s. S. 345) waren die Resultate mitunter unklar. Zunächst ist es bei noch so starkem Längszug nicht möglich, die Pflanzen in der Horizontallage völlig gestreckt zu erhalten, denn selbst bei so starker Belastung, daß die Pflanzen fast aus den Töpfen gerissen wurden, machte sich eine geringe geotropische Aufkrümmung bemerkbar. Sodann führte beim Umwenden des Versuches der wiederum geotropisch reagierende Stengel seine Krümmung nicht genau in der Vertikalebene aus, sondern wich leicht etwas nach rechts oder links ab. Es kam so die Ober- und Unterseite nicht genau in die erforderliche Reizlage. Solche kleine Schwankungen konnten zwar niemals den Gesamterfolg vernichten, führten aber immerhin zu Störungen, die eine Verwischung der Resultate verursachten.

Um diese Fehlerquellen nach Möglichkeit auszuschalten, gipste ich die Stengel auf Zweidrittel ihrer Länge ein. Der Gipsverband besaß die Form eines Prismas von 1 cm Höhe, 3 cm Breite und 5—7 cm Länge.

Bei der intermittierenden Reizung kam abwechselnd eine der breiten Flächen des Gipsverbandes, der horizontal gelegt worden war, auf den als Stütze dienenden Blumentopf zu liegen. Eine Ungenauigkeit war hierbei ebenso ausgeschlossen, wie eine seitliche Wirkung des Lichtes (s. S. 321).

Natürlich muß bei den letzten Versuchen in Betracht gezogen werden, daß Kambium und Meristem im Gipsverband nicht arbeiten können[1]) und daß deshalb nur ein Unterschied in den Membranverdickungen, nicht in den Zellgrößen beobachtet werden kann.

Mit den eingegipsten Objekten wurden die gleichen Versuche angestellt wie mit den durch Längszug in Horizontallage gehaltenen Pflanzen. Die Resultate glichen einander fast vollkommen.

Nach den Erfolgen, die der Schwerkraftreiz bei intermittierender Reizung in parallelotropen Organen hervorgerufen hatte, ergab sich die Frage, ob auch der Krümmungsreiz ähnliche Reaktionen verursacht.

Ball[2]) krümmte die Stengel der Versuchspflanzen in kurzen Zwischenzeiten abwechselnd nach entgegengesetzten Seiten. Als Re-

---

[1]) Newcombe, l. c. S. 149. [2]) Ball, l. c. S. 334.

sultat erhielt er eine Verdickung der Gewebe in der Krümmungszone. Einen Unterschied in der Ausbildung einzelner Flanken konnte er nicht bemerken. Ich wählte deshalb längere Zwischenzeiten.

Zunächst wurden Hypokotyle von Ricinus in der Vertikalebene jeden zweiten Tag nach der entgegengesetzten Seite gebogen und dabei mit den Glasröhren, über die die Krümmung vorgenommen wurde, dem Längenwachstum des Stengels gefolgt, damit immer die gleiche Zone gekrümmt werden konnte. Schon nach dreimaliger Umkehrung zeigten die Stengel in der Krümmungszone eine Anschwellung, vor allem in der Richtung der Krümmungsebene. Diese Schwellung begann 3 cm vor der Krümmungszone und setzte sich, allmählich schwächer werdend, bis zu den Kotyledonen fort. Anatomische Untersuchungen solcher acht Wochen lang wechselseitig gekrümmter Organe ließen jedoch nur eine Wucherung des Kollenchyms auf den abwechselnden konvexen und konkaven Seiten erkennen. Im Holz und im Bast war kein anatomischer Unterschied zu finden. Auch bei einer intermittierenden Krümmung von drei zu drei Tagen konnte keine Förderung der mechanischen Elemente auf den wechselweise gekrümmten Seiten nachgewiesen werden. Erst bei viertägiger abwechselnder Krümmung wurde bei Versuchen von acht Wochen Dauer eine anatomische Veränderung in der Membranverdickung der Festigungselemente wahrgenommen. |Die gefundenen Unterschiede ähnelten den bei inter-

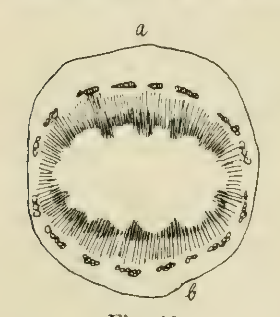



Fig. 10. Ricinus communis. Halbschem. Querschn. eines 8 Wochen lang jeden fünften Tag in der Vertikalebene nach entgegengesetzten Seiten gebogenen Hypokotyls. a u. b abwechselnd konvexe u. konkave Seiten.

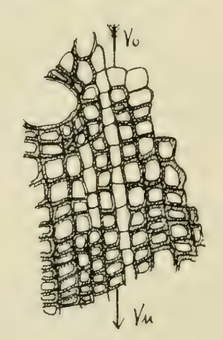



Fig. 11. Ricinus communis. Holzkörper der abwechselnd konvexen u. konkaven Seiten aus Fig. 10. Vo —Vu Richtung der Krümmungsebene. Vergr. 150.

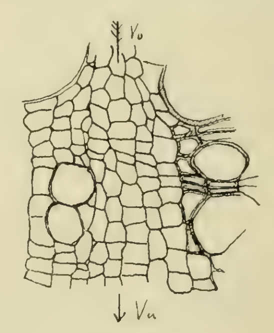



Fig. 12. Ricinus communis. Teil des Holzkörpers der senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken aus Fig. 10. Vo-Vu Richtung der Krümmungsebene. Vergr. 150.

mittierender geotrophischer Reizung gefundenen (s. Fig. 10). Im Kollenchym glichen die Resultate einander vollkommen. Der Bast war weniger stark ausgebildet und konnte auf den senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken vollkommen fehlen. Oft ließ er

sich nur mit Reaktionsfärbungen nachweisen. Der Holzkörper hingegen übertraf an Mächtigkeit der Ausbildung die Resultate der in horizontaler Zwangslage abwechselnd gereizten Pflanzen (s. Fig. 11, 12).

Die Holzzellen der abwechselnd konvexen und konkaven Seiten waren in der Wandverdickung denen der senkrecht zur Krümmung stehenden Flanken um ein bedeutendes vorausgeeilt, dabei besaßen sie kleineres Lumen als letztere. Die Unterschiede in der Ausbildung des Bastes konnten nur in der Krümmungszone beobachtet werden. Die Differenzierungen der Zellen des Holzkörpers ließen sich dagegen bis 3 cm abwärts der Krümmungszone verfolgen. Der Holzkörper der Versuchspflanzen zeigte somit in seiner anatomischen Veränderung eine Übereinstimmung mit der der Bäume, die durch entsprechende Befestigung vom Winde nur in einer Ebene hin- und hergebogen werden konnten. Knight[1]) fand hier die Jahresringe in der Richtung der Schwingungsebene kräftiger ausgebildet.

Da die Hypokotyle aus der Vertikalen um 90° gebogen wurden, kam die Zone zwischen der Krümmung und den Kotyledonen in horizontale Lage und somit in eine geotrophische Reizlage. Bei dem Hin- und Herkrümmen wurde diese Zone demnach einer intermittierenden geotrophischen Reizung unterworfen. Sie zeigte auch entsprechende anatomische Veränderungen (s. S. 223).

Wurden beim Krümmen noch größere Zwischenräume gewählt, so fanden sich die gleichen Resultate wie oben. Im ganzen wurde bis zu achttägiger intermittierender Krümmung und achtwöchiger Dauer der Versuche gegangen.

## Zusammenstellung der Resultate.

Der von Bücher als Geotrophismus beschriebene Reaktionserfolg (s. S. 303) tritt auch bei Blattstielen auf, nur ist seine geringe Wirkung geringer als bei parallelotropen Pflanzenteilen.

Der vom gleichen Autor bei parallelotropen Krautsprossen als Kamptotrophismus bezeichnete Reaktionserfolg läßt sich auch bei Blattstielen erzielen und äußert sich in analoger Weise.

Läßt man die geo- und kamptotrophische Reizung gleichsinnig wirken, so erhält man eine Summation der beiden Reaktionsbestrebungen.

Beim antagonistischen Wirken der geo- und kamptotrophischen Reizung erzielt man als Resultat eine Differenz der beiden Reaktionsbestrebungen, wobei die kamptotrophische die geotrophische immer übertraf.

Wirken geo- und kamptotrophische Reizung senkrecht zu einander,

[1]) Knight, Phil. trans. 1803 Band II, S. 280. 1811 S. 217.

so bildet sich als resultierende Reaktion eine Zone stärkster Förderung der Festigungselemente aus. Diese Zone ist je nach der Stärke der einzelnen Reizungen nach der Konvex- oder Oberseite hin verschoben.

Dorsiventrale und radiäre Blattstiele verhalten sich bei zwangsweiser Krümmung oder horizontraler Zwangslage vollständig analog, ebenso ist es in Hinsicht auf die Tendenz der Reaktion gleich, ob die morphologische Ober- oder Unterseite zur Konvexseite resp. Oberseite wird.

Die morphologische Dorsiventralität der Blattstiele wird gefördert oder gehemmt, je nach der Lage der Bauch- und Rückenseite zur Krümmung und Schwerkraftrichtung. Die anatomische Dorsiventralität kann nur verschärft werden.

Der geo- und kamptotrophische Reaktionserfolg wird mit der Zeit nicht oder nur im bestimmten Maße ausgeglichen. Im Gipsverband unterbleibt aus mechanischen Gründen eine Reaktion in der Zellgröße; Differenzen in den Wandstärken treten jedoch auf.

Die Reaktionszeit, d. h. die Zeit zwischen dem ersten sichtbaren Erfolg und dem Beginn der Reizung, beträgt für Blattstiele von Abutilon Darwinii bei geotrophischer Zwangslage 4—5 Tage, bei gleichsinnigen Wirkungen 3—4 Tage, bei antagonistischen Wirkungen 5—7 Tage und bei Untersuchungen auf dem Klinostaten 4—5 Tage.

Wie es bei Blattstielen einen Geotrophismus gibt, so läßt sich auch ein Heliotrophismus feststellen. Die belichtete Seite zeigt dabei immer eine Förderung der Wandverdickung des mechanischen Gewebes, während die verdunkelte Seite Wucherungen der Festigungselemente erkennen läßt.

Bringt man ein parallelotropes krautiges Organ in horizontale Zwangslage und dreht es in gleichen Zwischenzeiten um 180°, so tritt bei einer intermittierenden Reizung von 5 zu 5 Tagen folgende Reaktion der Schwerkraft ein: Die aufwärts und abwärts gerichteten Seiten lassen stärkere Wandverdickungen der Bast- und Holzzellen erkennen, als die senkrecht zum Lote stehenden Flanken. Das Kollenchym zeigt entgegengesetztes Verhalten. Auf den in der Richtung des Lotes liegenden Seiten ist es relativ großlumig und hat geringe Wandverdickungen; auf den seitlichen Flanken besitzt es geringere Zellweite und starke Wandverdickungen.

Bei wechselseitiger Krümmung parallelotroper Organe in der Vertikalebene tritt bereits bei viertägigen Zwischenzeiten eine anatomische Veränderung ein. Wiederum sind die Holz- und Bastzellen in ihrer Membranverdickung auf den abwechselnd konvexen und konkaven Seiten gefördert. Das Kollenchym dagegen hat auf diesen Seiten größere Zellweite und geringere Wandstärke als auf den senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken.

## Experimenteller Beleg.

### 1. Der geotrophische Reaktionserfolg.

#### Methodik.

Durch eine entsprechende Orientierung der ganzen Pflanze wurde der Versuchsblattstiel in Horizontallage gebracht und durch Längszug in derselben festgehalten. Die Zugfäden, die unmittelbar vor der Blattlamina ansetzten, waren aus weichem Leder geschnitten, um eine Verletzung der Blattstiele zu vermeiden. Sie liefen über eine in gleicher Höhe mit den Blattstielen angebrachte horizontale Glasröhre und trugen an ihren freien Enden die Gewichte, gewöhnlich Bleirohrstücke.

Sollte bei horizontaler Zwangslage die morphologische Oberseite des Blattstieles nach unten zeigen, so wurden, um eine Torsion nach Möglichkeit auszuschalten, noch folgende Vorkehrungen getroffen. Der horizontal gelegte Blattstiel wurde dicht vor der Blattlamina mit einem Gips-Rechtflach umgossen, dessen Längskanten horizontal lagen und senkrecht zum Blattstiele standen. Beim Versuch lag dieses Rechtflach auf einer horizontalen Unterlage (etwa einem umgestülpten Blumentopf) und verhinderte durch seine breite Auflage und sein Gewicht eine Torsion des Blattstieles. Das vollständige Eingipsen der Blattstiele wurde nach der von Pfeffer 1893 p. 239 ff. angegebenen Weise ausgeführt.

1. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii wurden mit der morphologischen Oberseite nach oben in horizontale Zwangslage gebracht. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen.

Schon nach 4—5 Tagen trat äußerlich eine Wucherung des Kollenchyms ein, die in der Hauptwachstumszone besonders deutlich sichtbar war. Diese Wucherungen blieben hauptsächlich auf die Unterseite beschränkt und bewirkten, daß die Versuchsblattstiele im Durchmesser normale gleichalterige Blattstiele um ein bedeutendes übertrafen. Die Zellen des Kollenchyms, des Bastes, und bei Versuchen von 8 Wochen auch die des Holzes, besaßen bei relativ kleiner Zellweite eine starke Membranverdickung. Diese Verdickung führte mitunter zu einem Schwinden des Lumens, besonders in den Zellen des Kollenchyms und des Bastes. Auf der Unterseite ließen die Kollenchym-Bast- und Holzzellen eine Wucherung der Zellumina erkennen. Eine Wandverdickung fehlte vollständig.

2. Versuch.

Blattstiele von Abutilon D. wurden, die morphologische Oberseite nach unten, in horizontale Zwangslage gebracht. Versuchsdauer 4, 6, 8 Wochen.

Die anatomischen Unterschiede von Ober- und Unterseite entsprachen denen im ersten Versuch.

3. Versuch.

Die Blattstiele der Primärblätter von Phaseolus multiflorus wurden mit der morphologischen Oberseite nach oben in horizontale Zwangslage gebracht. Versuchsdauer 3, 5, 8 Wochen.

Die nach 4—5 Tagen eintretende Kollenchymwucherung war äußerlich wenig sichtbar, fand sich aber auf Querschnitten. Die anatomische Untersuchung zeigte auf der Oberseite, vor allem in den Zellen des Blattes, starke Wandverdickungen. Ebenso fanden sich die Kollenchymzellen der beiden dorsalen Wülste verdickt. Die Unterseite besaß nur großlumige unverdickte Festigungselemente.

4. Versuch.

Blattstiele von Pelargonium wurden, teils mit der morphologischen Oberseite nach oben, teils mit der morphologischen Oberseite nach unten in horizontale Zwangslage gebracht. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen.

Die Resultate waren für die beiden Arten der Orientierung dieselben. Die ringförmig angeordneten Bastzellen waren auf der Oberseite stark verdickt. Die Unterseite besaß nur großlumige, unverdickte Bastzellen. Der Ring, den die Bastzellen bildeten, war auf der Oberseite relativ schmal, machte aber den Eindruck einer kompakten Masse, während auf der Unterseite derselbe sehr breit war und oft von Parenchymzellen durchbrochen wurde. Die sehr spärlich ausgebildeten Kollenchym- und Holzzellen ließen keine anatomischen Veränderungen erkennen, ebensowenig die Festigungselemente der markständigen Gefäßbündel.

5. Versuch.

Blattstiele von Sparmannia africana wurden mit der morphologischen Oberseite teils nach oben, teils nach unten in geotrophische Reizlage gebracht. Versuchsdauer 3, 5, 10 Wochen.

Die Resultate für die beiden Arten der Orientierung waren dieselben. Bei den Versuchsobjekten besaßen auf der Oberseite die Zellen des Kollenchyms, Bastes und Holzes bei geringer Zellweite starke Membranverdickung. Auf der Unterseite besaßen die Zellen große Lumina bei fehlender Wandverdickung.

6. Versuch.

Die Blattstiele von Abutilon Darwinii, Sparmannia africana, Phaseolus multiflorus und Pelargonium wurde gezwungen, vertikal aufwärts oder abwärts zu wachsen. Dauer der Versuche 4, 6, 8 Wochen.

Die Blattstiele, die nach oben wachsen mußten, zeigten keine anatomischen Veränderungen des Festigungsgewebes. Wohl aber ließen die dorsiventralen Blattstiele von Phaseolus multiflorus eine Abnahme der morphologischen Dorsiventralität erkennen (s. S. 320).

Beim Wachstum nach unten stellte sich in den Blattstielen eine Hemmung des Längenwachstums ein.

7. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii und Phaseolus multiflorus wurden in horizontaler Zwangslage eingegipst. Dauer der Versuche 3, 5, 8 Wochen.

Die Resultate entsprachen denen der nicht eingegipsten Blattstiele (s. Versuch 1—5), nur blieben die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite hauptsächlich auf die Zellwandverdickungen beschränkt, da der feste Gipsverband jede Zellvergrößerung verhinderte.

## 2. Der kamptotrophische Reaktionserfolg.

### Methodik.

Verwendet wurde ein durch einen kleinen Elektromotor betriebener Klinostat. An dessen horizontaler Achse war es möglich, acht Blumentöpfe zu gleicher Zeit anzubringen und der Drehung zu unterwerfen. Die Blattstiele der Versuche wurden über Glasröhren gekrümmt und mit Lederschlingen festgehalten. Die Stäbe, an die die Glasröhren befestigt waren, wurden mit in die Gipsbrücke, die das Herausfallen der Erde am besten verhinderte, eingeschlossen. Gegossen wurden die Pflanzen mit einer Glasröhre in das Abflußloch des Topfes. Die Versuchsobjekte wurden an der horizontalen Klinostatenachse so angebracht, daß die Sehne, die man sich bei einem gekrümmten Blattstiel vom Blattstielgrund nach der Lamina gezogen denken kann, senkrecht auf der horizontalen Klinostatenachse stand oder zu dieser parallel lief. Die Drehungsebene stand während der Versuche parallel zum einfallenden Licht.

8. Versuch.

Gekrümmte Blattstiele von Abutilon Darwinii wurden auf dem Klinostaten 3, 5, 8 Wochen lang der einseitigen Wirkung der Schwerkraft entzogen. Die Versuche zeigten zunächst oberhalb und unterhalb der Krümmungszone normale Entwicklung der Festigkeitselemente. In der Krümmungszone war eine Wandverdickung des Kollenchyms, Bastes und Holzes auf der konvexen Seite zu konstatieren. Auf der konkaven Seite fanden sich nur großlumige Zellen des Kollenchyms, Bastes und Holzes, die ganz geringe Membranverdickungen besaßen. Natürlich war es für den Reaktionserfolg gleichgültig, ob die morphologische Oberseite oder Unterseite zur Konvexseite wurde (s. Fig. 1 bis 3, S. 308).

9. Versuch.

Blattstiele von Pelargonium wurden unter gleichen Bedingungen wie im 8. Versuche der Drehung am Klinostaten unterworfen. Die Resultate glichen denen von Abutilon Darwinii im vorhergehenden Versuche.

10. Versuch.

Blattstiele von Phaseolus multiflorus wurden wie oben auf dem Klinostaten gleichmäßiger Drehung ausgesetzt. Dauer der Versuche 4 und 8 Wochen.

Die Blattstiele, die 8 Wochen gekrümmt waren, ließen auf der Konvexseite Verdickungen der Membranen des Kollenchyms, Bastes und Holzes erkennen. Oberhalb und unterhalb der Krümmungszone, soweit nicht die ausklingende kamptotrophische Reizung wirksam war, zeigten die Festigungselemente normale Ausbildung. Für die anatomischen Veränderungen war es nicht von Belang, ob die morphologische Ober- oder Unterseite Konvexseite wurde, wohl aber war diese Orientierung für die morphologische Gestalt des Blattstieles von Wichtigkeit.

Wurde die morphologische Oberseite Konvexseite, so vertiefte sich die auf der Rückenseite des Blattstieles verlaufende Rinne, die Dorsiventralität wurde verschärft. Machte man die morphologische Oberseite zur Konkavseite, so wurde durch die Wucherungen des Kollenchyms die Rinne weniger tief, die morphologische Dorsiventralität wurde verwischt (s. Fig. 4, S. 319).

## 3. Gleichsinnige Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

### a) Versuche im Gewächshaus.

#### Methodik.

Mit Draht oder Bindfaden wurden Glasröhren von 5—6 mm Dicke und 5—6 cm Länge rechtwinklig an Holzstäben befestigt, die senkrecht in den Töpfen der Versuchspflanzen steckten; einen sicheren Halt fanden die Holzstäbe durch eine quer über den Blumentopf gegossene Gipsbrücke. Die Blattstiele wurden in der Hauptwachstumszone, die vorher ermittelt worden war, über die Glasröhren um 90° nach abwärts gekrümmt. In dieser Lage wurden sie durch Lederschlingen, denen Gewichte angehängt, oder die durch Stecknadeln an die Holzstäbe befestigt waren, festgehalten. Die Stecknadeln wurden, entsprechend dem Längenwachstum der Blattstiele von Zeit zu Zeit umgesteckt und so die Lederschlingen nachgespannt. Bei Versuchen, die eine Inverslage der Pflanzen benötigten, wurde der ganze Topf mit einer Gipsfläche abgeschlossen, in die dann zur Durchlüftung Löcher gestochen waren. Ein bequemes Gießen der Pflanzen ermöglichte hierbei die vorherige teilweise Entfernung des Bodens des Topfes.

### 11. Versuch.

Blattstiele von Abutilon wurden in ihrem oberen Drittel so gekrümmt, daß die morphologische Oberseite zur Konvexseite wurde. Die Blattstiele, die in ihrer Normallage um 45° gegen die Horizontale geneigt waren, wurden im Winkel von 90° nach unten umgebogen. Versuchsdauer 1, 3, 6, 10 Wochen. Beschrieben ist im folgenden der Versuch von 5 Wochen.

Nach 3—4 Tagen trat äußerlich eine gut sichtbare Kollenchymwucherung ein. Bei einer anatomischen Untersuchung zeigte sich das Kollenchym der Konvexseite bei relativ geringem Lumen stark verdickt, während auf der Konkavseite das entsprechende Gewebe keine Wandverdickungen besaß, dafür aber große Zelllumina aufwies. Die gleichen Unterschiede fanden sich im Bast. Auch hier waren die Wandverdickungen der Konvexseite denjenigen der Konkavseite vorausgeeilt. Umgekehrt wie die Zellenwandstärken verhielten sich die Lumina. Die Konvexseite wurde hierin von der Konkavseite um ein vielfaches übertroffen. Auch standen die einzelnen Bastbündel der Konkavseite nicht so dicht beieinander wie auf der Gegenseite, sondern wurden oft von parenchymatischen Zellreihen durchbrochen. Im Holz waren die Unterschiede nicht so auffallend, doch fand sich hier auf der Konvexseite ein Zusammenschluß der Gefäßbündel durch eintretende Verholzung des zwischenliegenden Parenchyms. Differenzen in der Ausbildung der Membranverdickungen des Holzes waren ebenfalls vorhanden und denen der Bastzellen analog. Diese anatomischen Unterschiede begannen etwa einen Zentimeter vor der Krümmungszone, erreichten in dieser ihr Maximum und nahmen nach der Blattlamina zu im Verlauf der nächsten 10 mm rasch ab, um dann bis zur Lamina die gleichen zu bleiben.

### 12. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii wurden wie im Versuch 11 gekrümmt, nur wurde die morphologische Oberseite zur Konvexseite gemacht. Dauer der Versuche 5, 6, 10 Wochen.

Die anatomischen Gewebeveränderungen waren die gleichen wie im vorhergehenden Versuche.

### 13. Versuch.

Blattstiele von Sparmannia africana wurden in der oben angegebenen Weise gekrümmt. Die morphologische Oberseite wurde dabei zur Konvexseite. Die Versuche dauerten 2, 4, 10 Wochen. Beschrieben ist der Versuch von 4 Wochen Dauer.

Die Blattstiele zeigten ebenfalls eine Kollenchymwucherung auf der Konkavseite, die bei den 10-wöchigen Versuchen so stark war, daß das hellere Rindengewebe wie eine Wulst von etwa halber Dicke des Blattstieles der Konkavseite anlag. Die Wucherung begann

6—8 mm vor der Krümmungszone, schwoll in derselben gewaltig an und nahm nach der Lamina zu im Verlauf der nächsten 10 mm rasch ab, um dann in sich gleichbleibender Stärke bis zur Lamina zu verlaufen. Querschnitte durch die Hauptkrümmungszone zeigten auf der Konvexseite starke Wandverdickungen des Kollenchyms, besonders in den Ecken (s. Fig. 13). Die Zellweiten waren bedeutend geringer als

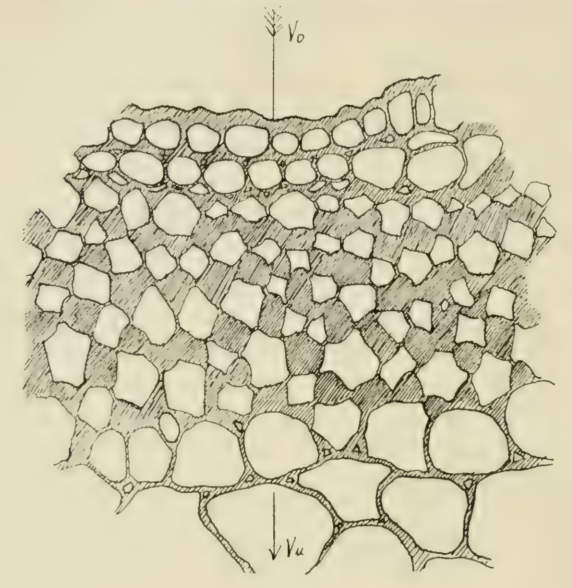



Fig. 13.
Sparmannia africana. Kollenchym der Konvexseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morpholog. Oberseite und Konvexseite fielen zusammen. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

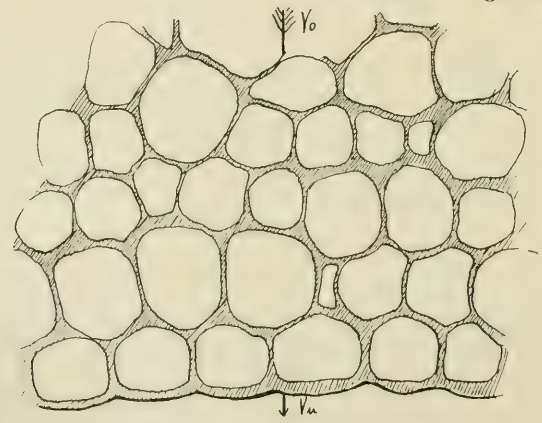



Fig. 14.
Sparmannia africana. Kollenchym der Konkavseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morph. Unterseite = Konkavseite. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

bei Vergleichsblattstielen. Auf der Konkavseite hingegen hatten die Kollenchymzellen bei ganz geringer Wandstärke ein relativ großes Lumen (s. Fig. 14). Der Bast der Konvexseite besaß gleichfalls geringe Zellweite bei starker Wandverdickung (s. Fig. 15), während auf der

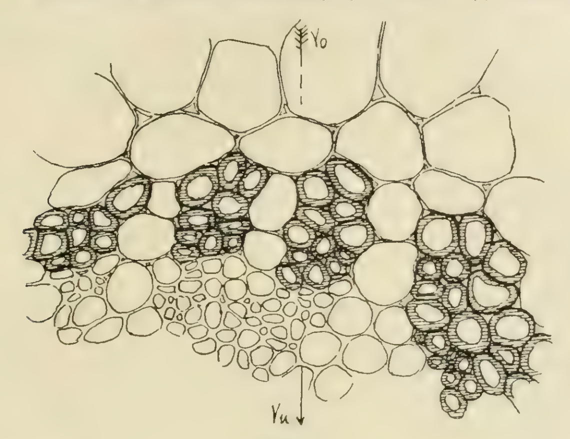



Fig. 15.
Sparmannia africana. Bast der Konvexseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstieles. Hauptkrümmungszone. Morphologische Oberseite = Konvexseite. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

Konkavseite die Bastzellen die der Gegenseite durch ihre Zellweite übertrafen (s. Fig. 16). Die Holzzellen der Konvexseite zeigten ein dem Bast analoges Verhalten.

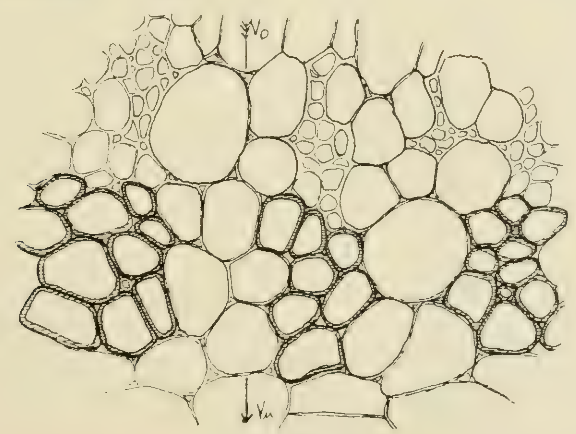



Fig. 16.
Sparmannia africana. Bast der Konkavseite eines 4 Wochen gewaltsam gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Morphologische Oberseite = Konkavseite. Vo—Vu Vertikale. Vergr. 225.

Bei diesen Versuchen trat noch folgende Erscheinung auf. Die Bastzellen der Konkavseite rückten infolge einer Wucherung der

Parenchymzellen zwischen Holz und Bast um etwa die vierfache normale Entfernung vom Holze ab. Die einzelnen Bastbündel dieser Seite wurden auch zugleich von weitlumigen Parenchymzellen auseinander gedrängt. Auf der Konvexseite hingegen lagen die dicht bei einander stehenden Bastfasern wie eine Sichel dem Gefäßbündel auf.

Wurde bei diesen Versuchen die morphologische Oberseite zur Konkavseite, so erhielt man die gleichen Resultate.

### 14. Versuch.

Die Blattstiele von Pelargonium wurden in ihrer Hauptwachstumszone so gekrümmt, daß die morphologische Oberseite zur Konvexseite wurde. Dauer der Versuche 3, 5, 12 Wochen. Geschildert ist der Versuch von 12 Wochen Dauer.

Schon nach 3 Tagen zeigten die Blattstiele in der Krümmungszone eine Anschwellung, eine Folge der Gewebewucherung auf der Konkavseite. Anatomische Untersuchungen zeigten auf der Konvexseite eine Verdickung der Wände des Kollenchyms und der Epidermiszellen auf Kosten der Lumina. Auf der Konkavseite wurden bei großer Zellweite keine Wandverdickungen gefunden. Der Bast, der als peripher angeordneter Ring die Gefäßbündel umgibt, ließ das gleiche Verhalten erkennen. Auf der Konkavseite war er mehrschichtiger als auf der Gegenseite, bestand aber nur aus Bastzellen von großer Zellweite und unterbliebener Wandverdickung. Es fand sich in extremen Fällen, daß der Ring auf der Konkavseite nicht vollkommen geschlossen, sondern nur an den Gefäßbündeln ausgebildet und zwischen denselben von großlumigen Parenchymzellen unterbrochen war. Auf der Konvexseite hingegen waren die Zellen oft so stark verdickt, daß der Bastring an diesen Stellen den Eindruck eines festen Bandes machte. An den markständigen Gefäßbündeln, sowie an den spärlich ausgebildeten Holzzellen, ließ sich keine anatomische Veränderung nachweisen.

### 15. Versuch.

Blattstiele von Pelargonium wurden so gekrümmt, daß die morphologische Unterseite zur Konvexseite wurde. Dauer der Versuche 3, 5, 8 Wochen. Die einzelnen Differenzen der Ausbildung der Festigungsgewebe waren die gleichen wie im 14. Versuch.

### 16. Versuch.

Die Blattstiele der Primärblätter von Phaseolus multiflorus wurden, wenn sie etwa die Hälfte der normalen Länge erreicht hatten, in der Anordnung gekrümmt, daß die morphologische Oberseite zur Konvexseite wurde. Die Versuche dauerten 2, 5, 8, 12 Wochen. Beschrieben ist der Versuch von 8 Wochen.

Äußerlich zeigten die Blattstiele gegenüber normal gewachsenen hauptsächlich ein Rückbleiben im Längenwachstum. Am Schluß des Versuches betrug die Länge eines gekrümmten Blattstieles nur Dreiviertel bis Vierfünftel der eines normalen Vergleichsblattstieles. Eine anatomische Untersuchung der Krümmungszone zeigte im Kollenchym der Konvexseite eine Förderung der Wandstärke bei geringem Lumen. Auf der Gegenseite war das umgekehrte Verhalten zu konstatieren (s. Fig. 17). Viel deutlicher waren die Unterschiede in der Ausbildung des Bastes. Während sich in den beiden dorsalen Wülsten und etwa bis zur Mitte des Querschnittes stark verdickte Bastzellen vorfanden, konnten auf der Gegenseite nur durch Reaktionsfärbungen Bastzellen nachgewiesen werden (s. Fig. 18).



Fig. 17.
Phaseolus multiflorus. Halbschem. Querschn. eines 8 Wochen zwangsweise gekrümmten Blattstiels. Hauptkrümmungszone. Konvexseite = Morph. Oberseite. c Kollenchym. b Bast. o konvexe, u konkave Seite. Vo — Vu Vertikale.

Fig. 18 a und b.
Blattstiel von Phaseolus multiflorus. a Stück aus dem Bast der konvexen Seite der Fig. 17 (o) b. Stück aus dem Bast der konkaven Seite der Fig. 17 (u.) Vergr. 225.

## 17. Versuch.

Bei der Krümmung der Blattstiele von Phaseolus multiflorus wurde die morphologische Oberseite zur Konkavseite gemacht. Dauer der Versuche 3, 5, 12 Wochen. Die Resultate waren die gleichen wie die im 16. Versuch. Infolge der Kollenchymwucherung war die auf der morphologischen Oberseite verlaufende Rinne weniger tief und

die anliegenden Wülste breiter und im geringeren Maße vom übrigen Blattstiel abgesetzt. Die Dorsiventralität war äußerlich verwischt. Im vorhergehenden Versuch war sie gefördert worden.

### b) Versuche im Freien.

#### 18. Versuch.

Junge Blattstiele von eingetopften Acer Pseudoplatanus und campestre wurden über Glasröhren gekrümmt. Hierbei wurde in der einen Versuchsreihe die morphologische Oberseite, in der andern die morphologische Unterseite zur zenitwärts gewendeten Konvexseite gemacht. Die Versuche wurden bis auf die Dauer einer Wachstumsperiode ausgedehnt. Die Blattstiele zeigten auf der konkaven Seite eine Kollenchymwucherung und im Querschnitt einen Durchmesser, der den normaler Blattstiele um das Doppelte übertraf. Eine anatomische Untersuchung der 10 Wochen lang gekrümmten Blattstiele ließ in den Festigungselementen der Konvexseite eine Dickenzunahme der Zellwände erkennen. Außerdem schlossen sich durch Verholzung der zwischenliegenden Parenchymzellen die Gefäßbündel, die in den dorsalen Wülsten verliefen, mit den Hörnern des sichelförmigen zentralen Gefäßbündels zusammen (s. S. 313). Der Zusammenschluß trat jedoch nur ein, wenn die morphologische Oberseite Konvexseite geworden war. Bei entgegengesetzter Orientierung flachte sich das sichelförmige Gefäßbündel ab. Die Zellwände der Festigungselemente waren wiederum auf der Konvexseite verstärkt.

#### 19. Versuch.

Junge Blattstiele von eingetopften Populus alba wurden über Glasröhren in gleicher Weise wie im 18. Versuch gekrümmt und 2—12 Wochen in dieser Zwangslage festgehalten. Die Resultate glichen denen des 18. Versuches (s. Fig. 19).

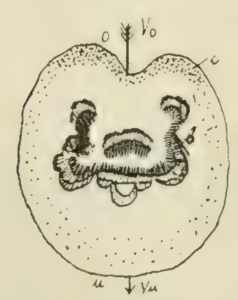



Fig. 19.
Populus. Blattstiel 5 Wochen zwangsweise gekrümmt. Hauptkrümmungszone. Morph. Oberseite = Konvexseite. Vo — Vu Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Halbschem. Querschn.

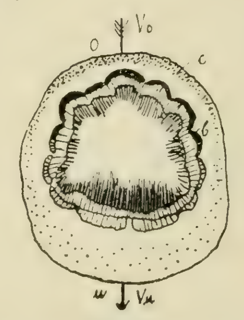



Fig. 20.
Aesculus Hipp. Blattstiele 3 Wochen gewaltsam gekrümmt. Hauptkrümmungszone. Morph. Oberseite = Konvexseite. Vo — Vu Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Halbschem. Querschn.

## 20. Versuch.

Junge Blattstiele von Aesculus Hippocastanum wurden durch einfaches Umbiegen und Festbinden mit Garnfäden gekrümmt. Dabei wurde sowohl morphologische Ober- wie Unterseite zur Konvexseite. Dauer der Versuche 3, 5, 7 Wochen. Äußerlich trat nach einigen Tagen die typische Kollenchymwucherung auf der Konkavseite ein. Eine anatomische Untersuchung ergab eine Förderung der Wandstärken der Bast- und Kollenchymzellen auf der Konvexseite. Das Holz zeigte entgegengesetztes Verhalten. Auf der Konvexseite war eine Wucherung der Zellen bei geringer Wandstärke zu konstatieren, auf der Gegenseite eine Zunahme der Membranverdickungen auf Kosten der Zellweiten (s. Fig. 20 und 21).

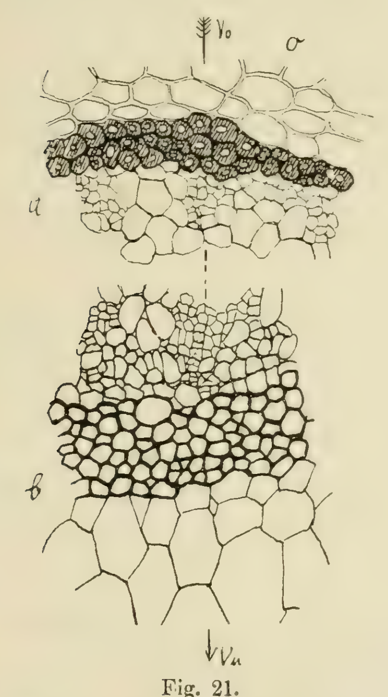



Fig. 21.
a) Bastbündel der konvexen Seite (o) aus Fig. 20.
b) Bastbündel der konkaven Seite (u) aus Fig. 20.
Vo — Vu Vertikale. Vergr. 225.

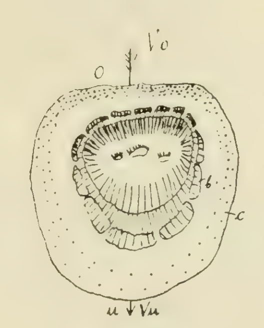



Fig. 22.
Tilia americana. Blattstiel 5 Wochen zwangsweise gekrümmt. Hauptkrümmungszone. Morph. Oberseite = Konvexseite. Vo — Vu Vertikale. o konvexe, u konkave Seite. Halbschem. Querschn.

## 21. Versuch.

Unter gleicher Anordnung wie im 20. Versuch wurden Blattstiele von Tilia americana gekrümmt. Die Kollenchymwucherung der Konkavseite war eine so starke, daß die Blattstiele in der Krümmungszone den doppelten Durchmesser normaler Blattstiele aufwiesen, dabei aber um $^1/_3$ bis $^1/_4$ im Längenwachstum zurückblieben (s. Fig. 22). Im Bast

und Kollenchym (s. Fig. 23) und auch im Holz war eine Wandverdickung der Zellen auf der Konvexseite festzustellen. Im Holzkörper der Konkavseite waren zwar mehr Zellen angelegt, doch besaßen diese bei großem Lumen dünne Membranen.

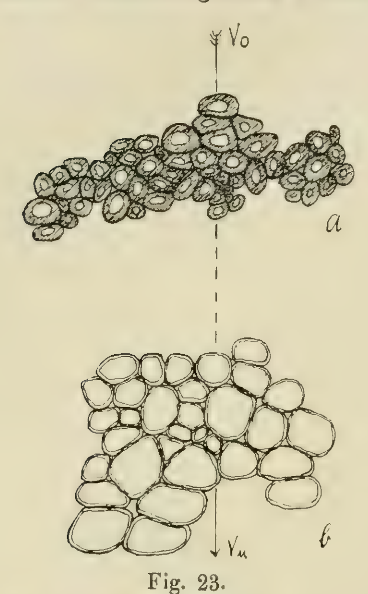



Fig. 23.
Tilia americana. Bastbündel aus der Hauptkrümmungszone eines 5 Wochen zwangsweise gekrümmten Blattstiels. Morphologische Oberseite = Konvexseite. Vo — Vu Vertikale. Vergr. 225.
a) Bastbündel der konvexen Seite.
b) Bastbündel der konkaven Seite.

### 22. Versuch.

Blattstiele von Sambucus glauca und nigra wurden wie im 20. Versuch gekrümmt. Eine Kollenchymwucherung trat ebenfalls ein. Die anatomische Untersuchung von Blattstielen, die 5 Wochen gekrümmt gewesen waren, ließ eine Förderung der Wandstärken des Kollenchyms auf der Konvexseite erkennen. Im Bast und im Holz konnte weder bei Sambucus nigra noch bei S. glauca eine ausgesprochene Förderung der Festigungselemente auf der Konvexseite beobachtet werden.

### 23. Versuch.

Die Blattstiele von Syringa vulgaris zeigten bei einer Versuchsanordnung wie im 22. Versuch die gleichen Resultate. Auch hier war in Bast und Holz bei Blattstielen, die 4 Wochen lang gewaltsam gekrümmt worden waren, kein auffallender Unterschied gegenüber normalen Blattstielen zu konstatieren.

## 4. Antagonistische Wirkungen der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

### a) Versuche im Gewächshaus.

#### Methodik.

Die eingetopften Versuchspflanzen wurden, nachdem ihre Blattstiele wie im Versuch 11 gekrümmt worden waren, in Inverslage[1]) gebracht. Durch diese Versuchsanordnung kam die zur konvexen Seite gewordene morphologische Oberseite des gekrümmten Blattstieles nach unten zu liegen. Eine geotropische Aufkrümmung der Stammachsen verhinderte das Festbinden derselben an Stützstäbe. Sollte

[1]) Methodik s. Hering l. c. S. 510.

die morphologische Unterseite als Konvexseite erdwärts zeigen, so wurde zunächst die ganze Pflanze in der Weise orientiert, daß die Versuchsblattstiele einen nach unten offenen Winkel von 45° mit der Vertikalen bildeten. Sodann wurde der Blattstiel in seiner wachstumsfähigen Zone um 90° über eine Glasröhre nach aufwärts gezogen.

### 24. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen. Es wurde sowohl die morphologische Ober-, als auch die Unterseite zur Konvexseite gemacht. Beschrieben ist der Versuch, in dem die morphologische Unterseite Konvexseite geworden war. Wählte man die morphologische Oberseite zur Konvexseite, so mißglückten die Versuche infolge der Torsionen des Blattstieles oft. Im allgemeinen entsprachen die Resultate denen der anfangs erwähnten Anordnungen (s. Versuch 11).

Die anatomischen Untersuchungen ergaben, wenn wir an der Blattlamina beginnen, zunächst eine Förderung der Wandstärke des mechanischen Gewebes auf der zenitwärts gewendeten Seite; sodann glichen sich etwa 1 cm vor der Krümmungszone die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite auf einige Millimeter aus. Es folgte bis zur Mitte der Krümmungszone eine ständige Zunahme der Wandstärken des Festigungsgewebes auf der Konvexseite, die nach unten gerichtet war. Von der Mitte der Krümmungszone nahmen die Wandstärken allmählich wieder ab. Etwa 1 cm hinter derselben kam zunächst wieder eine, einige Millimeter lange Zone des Ausgleiches beider Seiten. Hierauf folgte bis zum Blattstielgrund eine Förderung des mechanischen Gewebes der nach oben gerichteten Seite. Die Differenzen der beiden antagonistischen Seiten waren im Verlauf der Krümmungszone nicht so auffallend wie bei gleichsinnigen Wirkungen (s. Versuch 11).

### 25. Versuch.

Blattstiele von Phaseolus multiflorus. Dauer der Versuche 4, 6, 8 Wochen. Bei Phaseolus ist die Schwerkraft von keinem so großen Einfluß auf die Veränderung des mechanischen Gewebes, wie bei Abutilon. So klang der durch den Krümmungsreiz verursachte Reaktionserfolg nicht schon 1 cm hinter und vor der Krümmungszone aus, sondern ließ sich weiter verfolgen. Auch waren in der Krümmungszone die Membranverdickungen der Festigungselemente durchaus nicht schwächer ausgebildet als bei gleichsinnigen Wirkungen. Die oben (s. Versuch 24) geschilderte Zone des Ausgleiches der beiden wirkenden Reizungen war gleichfalls vorhanden. Ebenso fand sich in den hierauf folgenden ungekrümmten Partien des Blattstieles eine Förderung des mechanischen Gewebes auf der zenitwärts gerichteten Seite.

26. Versuch.

Blattstiele von Sparmannia africana und Pelargonium. Dauer der Versuche 3, 6, 8 Wochen. Die Resultate entsprachen mit geringen Abweichungen denen von Abutilon Darwinii im 24. Versuch.

## b) Versuche im Freien.

### Methodik.

Durch Umbiegen schwächerer Seitenäste wurden die Blattstiele in die erforderliche Lage gebracht und über Glasröhren gekrümmt. Wo dies, wie bei hohen Bäumen, nicht möglich war, wurden die Blattstiele mit der Hand gekrümmt und durch Festbinden in dieser Lage fixiert. Ein mit Gewichten belastetes Lederriemchen war hierbei um die Krümmungszone geschlungen und zog diese nach unten, sodaß die Konvexseite erdwärts zeigte.

27. Versuch.

Blattstiele von Acer Pseudoplatanus und campestre. Dauer der Versuche 4, 6, 10 Wochen. Zu diesen Versuchen wurden die Blattstiele kleiner, etwa einen Meter hoher Bäumchen benutzt, die eingetopft im Freien standen.

In der Krümmungszone entsprachen die Reaktionen denen, die durch gleichsinnige Wirkungen hervorgerufen worden waren (siehe Versuch 18). Außerhalb der Krümmungszone machte sich in den nicht gekrümmten, aber aus ihrer geotropischen Gleichgewichtslage gebrachten Teilen der Blattstiele ein allerdings schwacher Reaktionserfolg der geotrophischen Reizung bemerkbar. Die Bast- und Kollenchymzellen der nach oben gerichteten Seiten waren in ihrer Membranverdickung gefördert. Die Holzzellen zeigten analoges Verhalten.

28. Versuch.

Blattstiele von eingetopften Populus alba und nigra ergaben entsprechende Resultate in der Ausbildung der Wandverdickungen des mechanischen Gewebes wie im Versuch 27.

29. Versuch.

Die Versuche, die mit Blattstielen von Tilia americana, Aesculus Hippocastanum, Syringa vulgaris und Sambucus nigra und glauca angestellt wurden, ergaben Resultate, die in der Krümmungszone denen bei gleichsinnigen Wirkungen entsprachen (s. Versuch 20—23). Außerhalb der Krümmungszone bewirkte die Schwerkraft eine geringfügige Verstärkung der Membranen des mechanischen Gewebes auf den nach oben gerichteten Seiten. Bei Aesculus war der Holzkörper auf der ganzen Unterseite stärker entwickelt (s. Versuch 20).

## 5. Erfolge bei rechtwinkligem Aufeinanderwirken der geo- und kamptotrophischen Reaktionsbestrebungen.

### Methodik.

Die Blattstiele wurden zunächst durch Abwärtskrümmen in horizontale Zwangslage gebracht und dann in der Horizontalebene um 90⁰ gekrümmt. Zur bequemen Ausführung dieser beiden Krümmungen wurden Glasstäbe von nebenstehender Form (s. Fig. 24) verwendet. Über a) wurde der Blattstiel in der Horizontalebene um 90⁰ gekrümmt, b) diente zur Befestigung des ganzen Gestelles an einen Holzstab und c) war Auflage für das Lederriemchen, das den Blattstiel in der Zwangslage durch Gewichtszug festhielt.

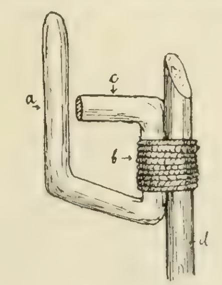



Fig. 24.
Gebogener Glasstab, um ein Krümmen von Blattstielen in horizontaler Lage zu ermöglichen. a, b, c die nach den 3 Dimensionen des Raumes orientierten, zu einander senkrechten Teile des Glasstabes. d Holzstab.

30. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii. Dauer der Versuche 2, 6, 8 Wochen. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß der Reaktionserfolg des Krümmungsreizes den des Schwerkraftreizes nur um ein geringes übertrifft. In der Hauptkrümmungszone fanden sich verdickte Festigungselemente sowohl auf der Konvexseite als auch auf der Oberseite. Die Zone der stärksten Wandverdickung war etwas nach der Konvexseite zu verlagert und bildete einen Winkel von 35—40⁰ mit der Horizontalen.

31. Versuch.

Blattstiele von Sparmannia africana. Versuchsdauer 3, 6, 8 Wochen. In der Krümmungszone zeigten sich fast ausschließlich die Festigungselemente der Konvexseite gefördert. Der Krümmungsreiz hatte also eine stärkere Reaktion ausgelöst als der Schwerkraftreiz.

32. Versuch.

Blattstiele von Pelargonium. Dauer der Versuche 4, 8 Wochen. Die Resultate ähnelten denen von Abutilon Darwinii (s. Versuch 30).

## 6. Einfluß von Beleuchtung.

### Methodik.

Die Blattstiele wurden durch Längszug, der in der Richtung ihrer Normallage angriff, gehindert, tropistische Bewegungen auszuführen. Es gab nun zwei Möglichkeiten, die eine Flanke der Blattstiele zu verdunkeln. Das eine Mal wurden mit dünnen Bastfäden schmale Stanniolstreifen an die eine Flanke gebunden, sodaß diese nicht vom Licht

getroffen werden konnte. Das andere Mal wurden die Pflanzen in Dunkelkästen gestellt, in deren Vorderwand Schlitze geschnitten waren, sodaß das einfallende Licht die eine Seite der Blattstiele beleuchtete. Die Methode der Stanniolstreifen hatte den Vorteil, daß sie sich zugleich bei mehreren Pflanzen anwenden ließ, während im Dunkelkasten mit nur je 1 Exemplar gearbeitet werden konnte. Außerdem rief hier das einfallende Licht bei etwas durchsichtigen Blattstielen nur eine schwache Lichtabstufung der beleuchteten gegenüber der nicht beleuchteten Flanke hervor.

33. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii wurden auf der einen Seitenflanke durch Stanniolstreifen verdunkelt. Dauer der Versuche 5 und 8 Wochen. Auf der beleuchteten Seite trat in der ganzen Länge des Blattstieles, in der Wachstumszone am auffälligsten, eine Wandverdickung des mechanischen Gewebes auf. Die verdunkelte Seite zeigte eine Zellwucherung. Der Bast, das Holz und ganz besonders die Kollenchymzellen besaßen auf dieser Seite große unverdickte Zellen.

34. Versuch.

Blattstiele von Phaseolus multiflorus wurden wie im 33. Versuch einseitiger Beleuchtung ausgesetzt. Dauer der Versuche 2 und 6 Wochen. Die Wandstärken des Kollenchyms, Bastes und Holzes waren auf der Lichtseite auffällig gefördert. Auf der Gegenseite traten nur dünnwandige, relativ großlumige Zellen auf.

35. Versuch.

Blattstiele von Abutilon Darwinii und Phaseolus multiflorus wurden im Dunkelkasten in heliotrophische Zwangslage gebracht. Dauer der Versuche 3 und 5 Wochen. Die Resultate glichen denen, die im Versuch 33 und 34 angegeben sind. Nur waren die Differenzen nicht so deutlich infolge des schon erwähnten geringen Unterschiedes der Lichtintensitäten auf den gereizten Seiten.

36. Versuch.

Blattstiele von Phaseolus multiflorus wurden auf der morphologischen Unterseite durch Stanniolstreifen verdunkelt. Dauer der Versuche 4 und 6 Wochen. Die Festigungselemente der belichteten Oberseite waren im Vergleich zu denen der Unterseite nur wenig verstärkt. Eine Gewebewucherung der Unterseite konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

37. Versuch.

Blattstiele von Phaseolus multiflorus wurden wie im vorigen Versuch teilweise verdunkelt, nur wurde die morphologische Oberseite

mit einem Stanniolstreifen überdeckt. Durch weißes Kartonpapier, das auf die Töpfe der Versuchspflanzen gelegt worden war, wurde annähernd eine Beleuchtung der Unterseite erzielt, wie sie unter normalen Bedingungen auf der Oberseite herrschte. Dauer der Versuche 4 und 6 Wochen.

Die mechanischen Elemente der belichteten Unterseite zeigten starke Membranverdickungen, während die verdunkelte Oberseite nur großlumige, unverdickte Festigungselemente besaß.

## 7. Geotrophische Erfolge an orthotropen Stengeln bei intermittierender Reizung.

### Methodik.

Die Blumentöpfe wurden, nachdem sie mit einer Gipsbrücke versehen waren, zu zweien rechts und links an ein Stativ mit Topfhaltern befestigt. Am oberen Ende des Stativstabes war rechtwinklig ein Glasstab angebracht, der nebenstehende Gestalt und Befestigung zeigte (s. Fig. 25).

Über die beiden freien Schenkel (a und b) wurden die Fäden, die am einen Ende durch die von Ball[1]) beschriebene Lederschlinge mit dem Stengel verbunden waren, auf der andern Seite die Gewichte trugen, geführt. Die Reibung der Fäden auf den glatten Glasstäben war eine geringe.

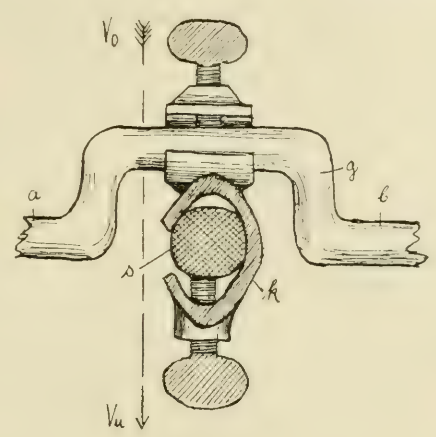



Fig. 25.
g Glasstab, a, b dessen freie Schenkel, die parallel zur Langsseite des Stativfußes laufen. k Klammer, s Stativstab von vorn gesehen. Vo—Vu Vertikale. 3/4 nat. Größe. Gezeichnet bei horizontaler Lage des Stativstabes.

Die Stative lagen während der Versuche mit ihrer breiten Seite auf dem Tisch, vorn, in der Nähe des Glasstabes wurden sie durch entsprechend hohe, mit Sand gefüllte Blumentöpfe, gestützt. Die Gewichte hingen über den Tisch herab. Eine solche Anordnung ermöglichte ein leichtes Wenden des ganzen Apparates mit freier Hand um 180°. Es wurden hierbei einfach die Zugfäden auf die andere Seite der freien Schenkel des Glasstabes gelegt. Die entstehende Exzentrizität der Fadenführung war bei der Stärke der Glasstäbe von 6 mm so gering, daß sie gegenüber der

[1]) Ball, l. c. S. 308.

großen Einfachheit der Anordnung außer Betracht gelassen werden konnte. Auch entstand bei noch so starkem Zuge eine geringe geotropische Aufkrümmung der Stengel und somit Fehler, die größer waren, als die der Fadenführung.

Um größere Versuchsreihen ohne zu großen Aufwand von Stativen anstellen zu können, wurden noch folgende Apparate verwendet. Es wurde in eine Holzleiste, die lang genug war, um 6 Blumentöpfen mittlerer Größe nebeneinander Raum zu bieten, etwa 3 cm vom Rand je ein Loch gebohrt, durch das der Stab eines Statives mit Reibung hindurchging. Dann wurde der Fuß des Statives mit Bindfaden an diese Leiste befestigt. Auf die beiden Enden der Stativstäbe wurde eine zweite, gleichlange, schmälere Leiste, die in gleicher Entfernung (3 cm vom Rand) Löcher besaß, gesteckt, sodaß ein Rahmen entstand, dessen beide Längsseiten von den Leisten, und dessen Kurzseiten von den Stativstäben gebildet wurden. In die dünnere, schmälere Leiste waren in gleichen Abständen 6 Löcher gebohrt, in die abgeschmolzene Glasröhren mit Siegellack eingeschmolzen waren. Auf die breite Grundplatte wurden die Töpfe der Versuchspflanzen mit Bindfaden festgebunden und ihre Zugfäden durch die, dem Abstande der Töpfe entsprechenden Glasröhren, geführt. Das ganze Gestell lag horizontal, hinten mit dem Brett, das natürlich breiter gewählt geworden war, als der größte Durchmesser der Töpfe, auf. Vorn gaben entsprechend hohe, mit Sand gefüllte Blumentöpfe die nötige Unterstützung. Bei Drehen um 180° wurde das Gestell, das doch ein Ganzes darstellte, mit der Hand umgelegt.

Zur Kontrolle wurden die antagonistischen Seiten, die abwechselnd nach oben und unten gewendet werden sollten, durch Tuschstriche markiert und streng darauf gehalten, daß die Kontrollmarken beim Drehen immer nach oben resp. nach unten zu liegen kamen.

Da sich jedoch eine Torsion des Stengels in seiner ganzen Länge nicht immer vermeiden ließ, so wurden die Stengel an den Stellen, wo bei den anderen Versuchen die Lederschlingen ansetzten, mit einer Gipsplatte von 5 mm Dicke, 60 mm Länge und 40 mm Breite umgossen. Diese Gipsplatte, an die symmetrisch die Zugfäden angebracht waren, lag bei geotrophischer Reizlage der Stengel auf einem entsprechend hohen umgestülpten Blumentopf auf. Eine Torsion des Stengels war somit unmöglich, da er sich in dem festen Gipsverband nicht drehen konnte. Die geringe Stärke der Gipsplatte verbürgte ein ungehindertes Wachstum des Stengels und übte einen weit geringeren Einfluß auf die Pflanze aus, als die leicht tief einschneidenden Lederschlingen. Ferner wurden, um den Unterschied in der Beleuchtung der Ober- und Unterseite etwas auszugleichen, auf die Tischplatte unter die Stengel flache Rinnen von weißem Papier gelegt, die durch

Reflektion des Lichtes eine etwa gleichstarke Beleuchtung der Unterseite ermöglichten.

Zu den folgenden Versuchen wurden beide Arten von Gestellen und Zugvorrichtungen verwendet. Bei den im Winter ausgeführten Orientierungsversuchen wurden Stative bevorzugt. Im Sommer hingegen fanden vor allem die zuletzt beschriebenen Gestelle Verwendung.

### 38. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus communis wurden in horizontaler Zwangslage jeden zweiten Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 6, 8 und 10 Wochen.

Eine anatomische Untersuchung der von Zentimeter zu Zentimeter ausgeführten Querschnitte ergab eine Wucherung des Kollenchyms in den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten. Die Zellweite des Kollenchyms übertraf die normaler Vergleichspflanzen. Die Wandverdickung war etwa die gleiche wie in den senkrecht zum Lote stehenden Flanken. Bast und Holz waren im ganzen Umkreis des Schnittes gleichmäßig entwickelt und von dem normaler Pflanzen nur durch ihre mehr ellipsoidische Anordnung unterschieden.

### 39. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus communis wurden in horizontaler Zwangslage jeden vierten Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 6 bis 8 Wochen.

Äußerlich trat eine Abflachung des Stengels in horizontaler Richtung ein, eine Folge der Kollenchymwucherung auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten.

Eine anatomische Untersuchung ergab eine Wucherung des kollenchymatischen Gewebes auf den abwechselnd nach oben und unten gerichteten Seiten. Die Zellen waren größer als die der horizontalen Flanken, zeigten aber eine etwas geringere Membranverdickung als diese. Desgleichen ließ der Bast auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten stärkere Wandverdickung und geringeres Lumen erkennen, als auf den Flanken. Die gleichen Verhältnisse zwischen Zellweite und Zellwandverdickung fanden sich im Holz, nur waren die Unterschiede sehr gering. Selbst im Bast waren die anatomischen Veränderungen nur in zwei Exemplaren der Versuchsreihe so deutlich ausgesprochen, wie es eben geschildert wurde.

### 40. Versuch.

Unter gleicher Anordnung wurden Hypokotyle von Ricinus communis jeden sechsten Tag um 180° gedreht. Dauer der Versuche 8 und 10 Wochen.

Bast und Holz waren in ihrer Wandstärke auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten ganz bedeutend gefördert und hatten dabei ein geringeres Lumen, als es den Bast- und Holzzellen auf den horizontalen Flanken zukam. Die einzelnen Gefäßbündel standen auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten dicht beieinander, nach den horizontalen Flanken zu rückten sie etwas auseinander. Diese Unterschiede fanden sich besonders gut sichtbar in der Hauptwachstumszone und nahmen nach der Wurzel zu allmählich ab. Sie ließen sich aber selbst in den Teilen des Stengels kurz vor der Wurzel noch nachweisen.

### 41. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus communis wurden in horizontaler Zwangslage jeden 8. Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 6 und 8 Wochen.

Anatomisch zeigten auch diese Versuche die gleichen Resultate wie Versuch 40, jedoch waren alle Unterschiede noch besser sichtbar.

### 42. Versuch.

Epikotyle von Phaseolus multiflorus wurden in horizontaler Zwangslage jeden 3. Tag um 180° gedreht.

Die Unterschiede in Kollenchym, Bast und Holz waren denen von Ricinus communis bei zweitägiger intermittierender Reizung gleich (s. Versuch 38).

### 43. Versuch.

Wurden Epikotyle von Phaseolus multiflorus in horizontaler Zwangslage jeden 6. Tag um 180° gedreht, so traten in Kollenchym, Bast und Holz die typischen anatomischen Veränderungen auf.

Bei einer Dauer der Versuche von 8 Wochen machte sich eine Dickenzunahme der Epikotyle in der Lotrichtung bemerkbar. Das Kollenchym war auf den abwechselnd aufwärts und abwärts gerichteten Seiten großlumiger als auf den horizontalen Flanken, besaß aber etwa gleiche Wandstärke. Bast und Holz zeigten auf den in der Lotrichtung liegenden Seiten größere Wandverdickungen und geringeres Lumen als auf den horizontalen Flanken.

### 44. Versuch.

Unterwarf man Epikotyle von Phaseolus multiflorus einer intermittierenden Reizung von 8 zu 8 Tagen, so traten die gleichen Gewebedifferenzen auf wie im 42. Versuch.

### 45. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus communis wurden in horizontaler Zwangslage auf Zweidrittel ihrer Länge eingegipst und jeden 5. und 7. Tag

um 180° gedreht. Dauer der Versuche 10 Wochen. Eine anatomische Untersuchung ergab im Kollenchym (es soll bei den Resultaten nur von der eingegipsten Strecke gesprochen werden) geringe Unterschiede. Auch im Bast und im Holz fanden sich Unterschiede zwischen den senkrecht zu einander stehenden Seiten nur in Form einer verschiedenen Ausbildung der Wandstärke. Die Größe der Zelllumina war die gleiche. Auf den abwechselnd nach aufwärts und abwärts gerichteten Seiten traten sowohl im Bast als auch im Holz starke Membranverdickungen auf, die auf den horizontalen Flanken vollständig fehlten.

46. Versuch.

Epikotyle von Phaseolus m. wurden auf $^2/_3$ ihrer Länge eingegipst und in horizontaler Zwangslage jeden 3., 5. und 7. Tag um 180° gedreht. Die Versuche dauerten 8 Wochen.

Eine intermittierende Reizung in Zwischenräumen von 3 zu 3 Tagen zeigte keinerlei anatomische Veränderungen der Festigungsgewebe auf den senkrecht zueinander stehenden Seiten. Bei Zwischenräumen von 5 und 7 Tagen fanden sich wiederum nur Unterschiede in der Ausbildung der Wandverdickung des mechanischen Gewebes, die denen von Ricinus c. im 45. Versuch glichen. Die Größe der Zellweite war auch hier, bei der gleichen Gewebeart, auf den senkrecht zueinander stehenden Seiten, dieselbe.

## 8. Versuche mit wechselseitiger Krümmung orthotroper Stengel.

### Methodik.

Zur wechselseitigen Krümmung orthotroper Organe wurde folgender Apparat verwendet. Zwei Glasröhren von 2 cm Durchmesser und 6 cm Länge wurden in breite Korke parallel zueinander so befestigt, daß sie einen 1—2 cm breiten Spalt zwischen sich ließen. An den Korken wurden, senkrecht zu den Glasröhren, zwei Holzstäbe von 40—50 cm Länge in ihrer Mitte festgebunden und die gegenüberliegenden Enden der beiden, einander parallelen Holzstäbe durch eine dünne Glasröhre vereinigt. Dieses ganze horizontal liegende Gestell ließ sich an 2 mit Reibung durch die Korke gesteckten vertikalen Holzstäben, die mit ihrem unteren Ende im Blumentopf einander parallel eingegipst waren, verschieben. So war es möglich, mit der Krümmungszone dem Längenwachstum des Stengels zu folgen.

Sollten mit diesem Apparate Pflanzen in einer Ebene abwechselnd nach entgegengesetzten Seiten gekrümmt werden, so wurden die Stengel zwischen die beiden parallelen Glasröhren gebracht. Dann wurde das ganze Gestell in die Höhe der Hauptwachstumszone geschoben und der Stengel über eine der beiden Glasröhren um 90° gekrümmt.

Die Fäden mit der Belastung liefen dabei entsprechend über die äußeren Glasröhren. Die beiden antagonistischen Seiten wurden mit Tusche markiert, ebenso die Krümmungszone. Sollten nach bestimmter Zeit die Stengel nach der entgegengesetzten Seite gekrümmt werden, so wurde sehr vorsichtig der Stengel zunächt in vertikale Lage gebracht und dann langsam (etwa durch gesteigerte Belastung) über die zweite Glasröhre gekrümmt. Hierbei wurde natürlich streng darauf gehalten, daß die frühere Konkavseite zur Konvexseite wurde.

Fast ausschließlich stellte ich Versuche mit Ricinus communis an, da bei Phaseolus m. eine wechselseitige Krümmung nur schwer vorgenommen werden konnte. Auch die Versuche mit Ricinus mißlangen öfters, weil die Hypokotyle beim Umkrümmen zerrissen. Bei Phaseolus m. geschah dieses Zerreißen gewöhnlich schon beim ersten Wechsel der Krümmung. Am besten ließen sich Versuche mit der letztgenannten Pflanze ausführen, wenn die Glasröhren, über die die Krümmung vorgenommen wurde, etwa 4 cm Durchmesser besaßen.

### 47. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus c. wurden jeden zweiten Tag wechselseitig gekrümmt. Dauer der Versuche 8 Wochen. Die Versuche zeigten in der Krümmungszone und oberhalb derselben das gleiche Resultat, wie bei einer Reizung antagonistischer Seiten an jedem zweiten Tag (s. Versuch 38). Unterschiede in der Ausbildung der Festigungselemente auf den senkrecht zueinder stehenden Seiten konnten nicht beobachtet werden.

### 48. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus communis wurden jeden vierten Tag wechselseitig gekrümmt. Dauer der Versuche 8 Wochen.

Schon nach viermaliger, wechselseitiger Krümmung hatten die Hypokotyle in der Krümmungszone so an Durchmesser zugenommen, daß nur mit großer Vorsicht ein Umkrümmen nach der andern Seite vorgenommen werden konnte. Am Schluß des Versuches zeigten die Hypokotyle eine so starke Anschwellung der Krümmungszone, daß sie normale Hypokotyle um ein bedeutendes übertrafen.

Ganz besonders hatte der Durchmesser in der Richtung der Krümmungsebene zugenommen. Schnitte 6 cm oberhalb der Erde hatten einen Durchmesser von 4,2 – 4,5 mm, während in der Krümmungszone, die 9—12 cm über dem Boden lag, die große Achse des ellipsoidischen Querschnittes 6,5—7 mm betrug, die kleine 5 – 5,5 mm.

Die anatomischen Unterschiede der senkrecht zu einander stehenden Seiten waren die gleichen, wie sie im Versuch 40 beschrieben sind. Nur war der Holzkörper auf den abwechselnd konvexen und kon-

kaven Seiten gewaltiger entwickelt. Die Holzzellen waren englumig und besaßen starke Wandverdickungen. Auch waren mehr Holzzellen entwickelt als auf den senkrecht zur Krümmungsebene stehenden Flanken. Der Holzkörper bildete einen Ring, dessen äußere Begrenzung ein Kreis, dessen innere eine Ellipse war, deren große Achse senkrecht auf der Krümmungsebene stand (s. Fig. 10). Nach den Kotyledonen zu ließen sich diese Unterschiede bis zur Ansatzstelle des Längszuges verfolgen, nach der Wurzel zu bis auf eine Entfernung von 3 cm abwärts der Krümmungszone.

49. Versuch.

Hypokotyle von Ricinus communis wurden jeden 5., 6., 7. Tag wechselweise gekrümmt. Die Gesamtresultate dieser Versuche von 8 Wochen Dauer waren die gleichen, wie im 48. Versuch.

50. Versuch.

Hypokotyle von Cucurbita Pepo wurden wechselweise jeden 6. Tag gekrümmt. Die Kollenchymwucherung in der Krümmungszone war so stark, daß die sonst ellipsoidischen Stengel einen kreisförmigen Querschnitt annahmen. Versuche von 6 Wochen Dauer ergaben die gleichen anatomischen Veränderungen wie Versuche mit Ricinus communis.

---

## Literaturverzeichnis.

Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb f. w. Bot. 1904. Bd. 39, p. 308, 322 ff.

Bordner, The influence of traction on the formation of mechanical tissue in stems. Bot. Gazette. 1909. Vol. 48, p. 271.

Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. w. Bot. 1906. Bd. 43, p. 271 ff.

Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegung. Jahrb. f. w. Bot. 1898. Bd. 32, p. 287.

— Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln. Sitzungsbericht der Wiener Akademie. 1895. Bd. 104, Abt. 1, p. 1236.

Darwin, Bewegung und Lebensweise der Kletterpflanzen. 1876. p. 58.

Derschau, Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Dissert. Leipzig. 1893. p. 14 u. 18.

Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen. Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl. Bd. 30, p. 101.

Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. w. Bot. 1905. Bd. 41, p. 233.

Frank, Über die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen. Leipzig 1870. p. 62.

Hegler, Über den Einfluß von Zugkräften auf die Ausbildung und Festigkeit der Gewebe. Cohns Beiträge z. Biologie der Pflanzen. 1893. Bd. 6, p. 383.

Hering, Untersuchungen über das Wachstum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. w. Bot. 1904. Bd. 40, p. 510, 528.

Hibbard, The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. 1907. Bot. Gazette. Vol. 43, p. 361.

Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung der Festigungsgewebe. Diss. Kiel. 1904. p. 12 ff.

Knight, Phil. trans. 1803. II, p. 280; 1811 p. 217. Eine Übersetzung findet sich bei Treviranus, Physiologie der Gewächse. 1835.

Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures, Mém. cour. par l'acad. roy. de Belgique, p. 36 ff.

Newcombe, The influence of mechanical resistance on the development and life period of cells. Bot. Gazette. 1894. Vol. 19, p. 149 ff.

Noll, Eine neue Methode der Untersuchung auf Epinastie. Flora 1893. p. 358 ff

Pfeffer, Pflanzen-Physiologie, Bd. II. 1904. Die betreffenden Paragraphen.

— Druck und Arbeitsleistung. 1893. Bd. 20 der Abhandlung. d. Kgl. Sächs. Akademie d. Wiss., p. 239 ff.

Ricome, Recherches experimentales sur la symétrie des rameaux floraux. Ann. des. sc. Série VIII. tome VII. p. 393.

Sachs, Über Ausschließung der geotropischen und heliotropischen Krümmungen. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg. 1882. Bd. 2, p. 216.

— Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg. 1882. Bd. 2, p. 267.

Schwendener und Krabbe, Orientierungstorsionen der Blüten und Blätter. Abhandlung der Kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1892. I, p. 47.

Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken. Innsbruck 1910. p. 53 ff.

Uhlitzsch, Untersuchungen über das Wachstum der Blattstiele. Diss. Leipzig. 1887. p. 42.

Vöchting, Bewegungen der Blüten und Früchte. 1882. p. 122.

— Zur experimentellen Anatomie. Nachrichten der Königlichen Gesellschaft der Wiss. zu Göttingen. 1902. Bd. 38, p. 282.

— Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908. p. 287.

— Über Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Botan. Zeitung. 1880. Bd. 38, p. 599.

Wiedersheim, Über den Einfluß von Belastung auf die Ausbildung von Holz und Bastkörper bei Trauerbäumen. Jahrb. f. w. Bot. 1903. Bd. 38, p. 44.

Wiesner, Über Trophien nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Bericht d. D. bot. Gesell. 1895. Bd. 13, p. 486.

Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora 1887. p. 50 ff.

Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeitung. 1887. Bd. 45, p. 819.

# Beiträge zur Physiologie der Diatomeen.

Von **Theodor Meinhold.**

(Mit Tafel IV.)

## I. Einleitung.

Die Frage nach dem Verhältnis von Lichtfarbe und Assimilation ist schon oft Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Die Literatur weist die widersprechendsten Ansichten auf, die die einzelnen Forscher über dies Verhältnis hatten, bis es endlich Engelmann[1] gelang, durch seine grundlegenden Arbeiten sehr wahrscheinlich zu machen, daß ein ganz bestimmter Parallelismus zwischen der Assimilation und der Absorption des Lichtes durch die Chromatophorenfarbstoffe besteht. Er fand z. B. bei grünen Pflanzen für den absorbierten roten Spektralbezirk ein erstes, für die ebenfalls absorbierten blauen Strahlen ein zweites Assimilationsmaximum. Zur Stärkung der Engelmannschen Theorie trugen in jüngster Zeit hauptsächlich Stahl[2]) sowie Kniep und Minder[3]) bei. Ersterer zeigte, daß man die grüne Laubfarbe als eine Anpassungserscheinung an gegebene Lichtverhältnisse zu betrachten habe. Den Letzteren gelang es, nachzuweisen, daß bei gleicher absorbierter Strahlungsenergie gleiche Assimilation stattfinde, daß also bei gleicher Energieverteilung durch das ganze Spektrum den absorbierten roten Strahlen der gleiche assimilatorische Wert zukomme wie den blauen Strahlen, daß aber im Gegensatz hierzu die Wellenlänge des Lichtes nur insofern in Betracht komme, als sie für die Absorption durch das Chlorophyll bestimmend sei.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß man bei Versuchen ähnlicher Natur das größte Gewicht auf die zur Verwendung kommende Energie der farbigen Strahlung zu legen hat.

---

[1]) Engelmann, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen.

[2]) Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht.

[3]) Kniep und Minder, Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäure-Assimilation.

War die Frage nun für grüne Pflanzen bis zu einem gewissen Grade geklärt, so fehlten bis dahin noch analoge Beobachtungen für andersfarbige Organismen. Da rote und braune Algen nur am Meere in hinreichender Menge und Auswahl zur Verfügung stehen, so kamen für meine, im botanischen Institut zu Halle angestellten Versuche nur Diatomeen in Frage. Bei diesen ist die Gasblasenmethode, der Kniep und Minder[1]) folgten, nicht anwendbar, auch die Engelmannsche Bakterienmethode bietet große Schwierigkeiten. Daher suchte ich mich meinem Ziele auf ganz anderem Wege zu nähern.

Da die Assimilation Vorbedingung zur Vermehrung ist[2]), also dort, wo stärkere Assimilation stattfindet, auch die Teilungen rascher aufeinanderfolgen, glaubte ich, aus der Vermehrungsgeschwindigkeit auf die Intensität der Assimilation schließen zu dürfen. Darum beobachtete ich in einer größeren Reihe von Versuchen die Vermehrung der Diatomeen in verschiedenfarbigem Licht, um so die Verteilung der Assimilationsgröße im Spektrum zu erkennen.

Es ist mir natürlich klar, daß bei dem Wachstum komplizierende Faktoren in mancher Hinsicht die Übersichtlichkeit der Resultate bedeutend beeinträchtigen können. Aus diesem Grunde ist, um äußere Störungen nach Möglichkeit auszuschalten, die Reinkultur erstes Erfordernis. Es gelang mir auch, auf dem von Richter[3]) vorgezeichneten Wege drei kleinere Diatomeenformen, die ganz besonders geeignet schienen, in absolute Reinzucht zu bringen. Sie wurden bestimmt als Nitzschia dissipata, Nitzschia Palea und Navicula minuscula.

Eine Reihe interessanter Beobachtungen, die ich während der Isolierung der drei Diatomeen machte, teile ich an dieser Stelle mit, ehe ich an die Erledigung meiner Aufgabe herantrete.

## II. Allgemeine physiologische Beobachtungen an Diatomeen.

### 1. Gewinnung der Reinkultur.

Nach einigen vergeblichen Versuchen mit dem Kochschen Isolierungsverfahren folgte ich genau dem von Richter[4]) mitgeteilten Weg, der sich auf die Bewegungsfähigkeit der Diatomeen, auch auf halbstarrem Nährsubstrat, gründet. Bei der ziemlich raschen Bewegung durch ein- bis zweiprozentigen Agar werden die meisten der anhaftenden Keime abgestreift. So gelangt man dann nach einigen Überimpfungen bald zur Reinzucht. Die Nährlösung wurde genau nach den Angaben Richters[5]) hergestellt.

---

[1]) l. c. S. 638. [2]) O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen I, S. 68.
[3]) O. Richter, Reinkulturen von Diatomeen. [4]) Ebenda.
[5]) O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen I, S. 52.

## 2. Das Nährsubstrat.

War ich einmal zur Reinkultur vorgedrungen, so konnte ich auch zu besseren Nährsubstraten übergehen. Es ist ja bekannt, daß sich Diatomeen bei geringfügigen Zusätzen organischer Nährstoffe bedeutend stärker zu vermehren vermögen als unter anderen Verhältnissen.

Alle drei von mir kultivierten Formen verhielten sich organischen N- und C-Quellen gegenüber ziemlich gleichmäßig.

Es wurden erprobt als N-Quellen[1])

Asparagin, Leucin und Pepton,

als C-Quellen in erster Linie

Mannit und Traubenzucker,

in zweiter Linie

Weinsäure, Zitronensäure, Milchsäure und Äpfelsäure.

Da die Diatomeen gegen Säure sehr empfindlich sind, wurde stets bis zu deutlicher Phenolphtaleïn-Reaktion Soda zugesetzt. Andere Alkalien, wie z. B. Ammoniak, erwiesen sich als weniger geeignet.

Dem Richterschen „Mineralsalzagar"[2]) wurde jedesmal die Kombination einer N-Quelle mit einer C-Quelle zugesetzt. Dabei erwies sich bei weitem am günstigsten für alle drei Formen ein Zusatz von $^1/_2$% Asparagin und $^1/_{10}$% Äpfelsäure. Daneben auch $^1/_2$% Asparagin und $^1/_{10}$% Traubenzucker. Bei Anwendung von Weinsäure und Zitronensäure zeigte sich in der ersten Zeit regelmäßig eine ganz außerordentliche Vermehrungsbeschleunigung, der aber bald ein allgemeines Absterben folgte. Dieser Nachteil trat niemals bei Äpfelsäure ein.

Höhere Konzentrationen von Äpfelsäure ($^1/_3$—$^1/_2$%) ermöglichten nur noch langsames Wachstum. Dabei machte sich stets eine auffallende Chromatophorenreduktion bemerkbar, so daß mit unbewaffnetem Auge selbst größere Kolonien absolut farblos erscheinen. Dennoch zeigten derartige Diatomeen sich vollkommen lebensfähig, was durch lebhafte Beweglichkeit und dadurch zum Ausdruck kam, daß dies Material kurze Zeit sehr wohl Temperaturen bis zu 42° ertragen konnte. Schon Karsten[3]) hat in seinen Diatomeenkulturen bei guter organischer Ernährungsweise starke Rückbildung der Chromatophoren beobachten können. Da er aber keine Reinkultur besaß, behauptete Richter[4]), es müsse sich um eine pathologische Erscheinung, hervorgerufen durch die Einwirkung der Bakterien, handeln. Daß dieser Einwand nicht stichhaltig ist, geht aus den oben mitgeteilten Beobachtungen hervor, bei denen die Reduktion in Reinkulturen auftrat.

---

[1]) O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen I, S. 30 ff.

[2]) l. c. I, S. 52.

[3]) G. Karsten, Über farblose Diatomeen, S. 416. [4]) b. I. l. c. S. 39.

Diese Zurückbildung der Chromatophoren war Veranlassung zu dem Versuch, auf gleichem Substrat eine Vermehrung bei Lichtausschluß zu erzielen. Doch blieb diese Bemühung erfolglos.

Da die Diatomeen in ihrem Innern häufig als Reservematerial große Fettropfen bilden, wurden anstelle der oben mitgeteilten C-Quellen in einigen Versuchsreihen mit Soda neutralisierte Fettsäuren dem Substrat zugesetzt. Es wurden verwendet Palmitinsäure, Oleïnsäure und Stearinsäure. Eine Konzentration von 1 ‰ erwies sich als schwach wachstumshemmend gegenüber der Kultur auf reinem „Mineralsalzagar“, während 1/5—1/10 ‰ in geringem Grade fördernd wirkte. Auffallend war hier durchweg die intensive Braunfärbung der Kolonien.

Einen wie großen Einfluß übrigens die Ernährung, besonders die N-Quelle, auf die Kolonienform hat, geht aus der Abbildung Tafel IV Fig. 1 hervor. Das Alter der Kolonien ist 2—3 Wochen.

Der Reihe nach von links nach rechts sind dem Substrat folgende organische Zusätze gemacht:

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 1. | Pepton | 1/3 % | Mannit | 1/3 % |
| 2. | Pepton | 1/2 % | Mannit | 1/2 % |
| 3. | Pepton | 1/2 % | Mannit | 1/3 % |
| 4. | Pepton | 1/2 % | | |
| 5. | Asparagin | 1/2 % | Traubenzucker | 1/10 % |
| 6. | Asparagin | 1/10 % | | |
| 7. | Asparagin | 1/2 % | Äpfelsäure | 1/10 % |
| 8. | Asparagin | 1/10 % | Traubenzucker | 1/10 %. |

Wie aus der Photographie ersichtlich ist, zeigt sich bei Peptonzusatz eine ganz charakteristische Kolonienform, bei Asparaginzusatz eine vollkommen andere ebenso sprechende Figur. Alle Kolonien werden von der gleichen Diatomeenform, Nitzschia dissipata, gebildet. Man kann also nicht, wie Richter[1]) es anregt, aus der Wachstumsfigur ein systematisches Merkmal konstruieren, wenn man auch mit einiger Erfahrung die verschiedenen Kolonieformen verschiedener Spezies zu unterscheiden lernt.

Das auf Grund oben mitgeteilter Ernährungsversuche hergestellte optimale Kultursubstrat hat folgende Zusammensetzung:

| | |
|---|---|
| 1000 | ccm $H_2O$ |
| 12 | g Agar-Agar |
| 0,2 | g $KNO_3$ |
| 0,2 | g $MgSO_4$ |
| 0,2 | g $K_2HPO_4$ |
| 0,2 | g $CaCl_2$ |

---

[1]) O. Richter, Die Ernährung der Algen, S. 131.

5 g Asparagin
1 g Äpfelsäure
Spur $FlSO_4$
Spur $K_2Si_2O_5$

Neutralisiert wurde stets mit Soda bis zu deutlicher Phenolphtaleïn-Reaktion.

### 3. Volumenänderung der Diatomeen bei der Teilung.

Richter[1]) stellte nach seinen Messungen an der von ihm kultivierten farblosen Nitzschia putrida das Gesetz von der Konstanz des Volumens auf. Daß diese Regel nicht auf die von mir gezüchteten Formen Anwendung finden kann, geht aus zahlreichen Untersuchungen hervor, die ich in dieser Richtung anstellte. Ich teile hier die an der Nitzschia dissipata vorgenommenen Messungen mit. Die beiden andern Diatomeen zeigen analoge Werte. In Zwischenräumen von 5—10 Tagen wurde gemessen und gleichzeitig weitergeimpft, so daß die ganze Reihe Mittelwerte darstellt für in längeren Zwischenräumen aufeinanderfolgende Generationen. Als Maß diente: Seibert-Ocularmikrometer, Ocular V in Verbindung mit Wasserimmersion, als Vergleichsobjekt: Zeiß-Objektmikrometer.

Jede der in folgender Tabelle wiedergegebenen Zahlen ist Mittelwert von 10—20 Einzelmessungen.

**Tabelle 1.**

| | Länge in $\mu$ | Gürtelseite | Schalenbreite |
|---|---|---|---|
| 1 | 52,5 | 5,2 | 5,0 |
| 2 | 51,5 | 5,0 | 4,9 |
| 3 | 49,4 | 4,8 | 4,5 |
| 4 | 48,1 | 4,8 | 4,4 |
| 5 | 47,9 | 4,8 | 4,2 |
| 6 | 47,9 | 4,6 | 3,8 |
| 7 | 47,5 | 4,5 | 3,5 |
| 8 | 46,0 | 4,4 | 3,5 |
| 9 | 45,5 | 4,5 | 3,4 |

Die geringen Unregelmäßigkeiten, die in diesen Reihen auftreten, sind darauf zurückzuführen, daß, wie O. Müller[2]) zeigte, die größeren Individuen auch eine größere Vermehrungsgeschwindigkeit besitzen. Es geht aus den Messungen hervor, daß sich alle drei Dimensionen, also auch das Volumen, mit fortschreitender Vermehrung verringern.

---

[1]) O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen II, S. 68.

[2]) O. Müller, Die Zellhaut und das Gesetz der Zellteilungsfolge von Melosira arenaria Moore. Pringsh. Jahrbücher XIV, S. 231—290.

### 4. Über die Ausscheidung eines agarlösenden Fermentes.

Richter[1]) teilt in seinen Arbeiten verschiedentlich Beobachtungen mit, die die Ausscheidung eines agarlösenden Fermentes durch Diatomeen wahrscheinlich machen. Diesen Angaben habe ich noch eine weitere Beobachtung hinzuzufügen, die ich mehrfach zu machen Gelegenheit hatte. In meinen ersten Kulturen war eine ganze Anzahl der großen Pinnularia viridis auf eine zweiprozentige, also sehr derbe Agarschicht ausgesät. Ausnahmslos blieben alle Exemplare wegen des zu großen Widerstandes bewegungslos liegen. Jedoch sank eine größere Anzahl senkrecht bis auf den Boden der Kulturschale ein. Da die Pinnularien in ihrer Bewegungsfähigkeit gehindert waren, so kann es sich nicht um eine mechanische Verletzung der Schicht handeln, auch nicht, wie man vermuten könnte, um eine Wasserentziehung, da die Exemplare teilweise dem Boden vollständig anlagen. Es bleibt also nur die Annahme eines agarlösenden Fermentes.

Verschiedentlich suchte ich auch Kolonien kleinerer Formen solange zu beobachten, bis an der Stelle der stärksten Anhäufung die ganze Agarschicht gelöst wäre. Dies ist aber nie eingetreten, da, jedenfalls infolge zu reichlicher Anhäufung von Abbauprodukten, schon lange vorher vollkommenes Absterben begann.

### 5. Chemotaxis.

Die Angaben Richters[2]) über chemotaktische Erscheinungen fand ich bei meinen Versuchen bestätigt. Zur Ergänzung sei mir gestattet, über einen Fall positiver Chemotaxis zu berichten, den ich mehrfach beobachten konnte, leider ohne die Möglichkeit, ihn willkürlich wiederholen zu können.

In Rohkulturen auf Richters „Mineralsalzagar“ befanden sich in der Nähe einer starken Diatomeenanhäufung einige kleine Bakterienkolonien. Als die Diatomeen in deren Bereich kamen, entstanden Wachstumsfiguren, wie sie durch die Mikrophotographie (Fig. 2) veranschaulicht sind. In einer gewissen Entfernung vom Zentrum der Bakterienkolonie lagen fast alle Diatomeen tangential. Innerhalb dieser Zone strebten jedoch alle Exemplare ausnahmslos radial in das Zentrum, um sich nach einigen Tagen wieder zu zerstreuen. Offenbar handelt es sich bei dieser Erscheinung um Chemotaxis, hervorgerufen durch die Abbauprodukte jener Bakterien.

---

[1]) O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen I, S. 66. Ders. II, S. 43. Ders., Die Ernährung der Algen, S. 40.

[2]) O. Richter, Zur Physiologie der Diatomeen I, S. 57. Ders. II, S. 36. Ders., Die Ernährung der Algen, S. 75.

### 6. Zonenförmiges Wachstum der Diatomeen.

Wiederholt konnte bei Diatomeenkolonien scharf ausgeprägtes zonenförmiges Wachstum beobachtet werden, sowohl in rohen als auch in bakterienfreien Kulturen (Fig. 3). In Rohkulturen richteten sich die Ringe genau nach dem vorausgegangenen, ringförmigen Wachstum von Bakterien, und zwar so, daß an Stelle eines Bakterienmaximums ein Diatomeenminimum auftrat. Dies ist also zweifellos negative Chemotaxis. Wie jedoch ähnliche Bildungen in nachgewiesenen Reinkulturen auftreten konnten, kann ich nicht entscheiden. Eine Folge der Belichtungsreize durch den Wechsel von Tag und Nacht, wie es bei Pilzen der Fall ist[1]), liegt nicht vor, denn der Zeitraum zwischen der Bildung zweier Nachbarringe dehnte sich über mehrere Tage aus. Es könnte sich jedoch um eine gewisse Periodizität der Teilungen handeln.

Kulturen auf höherer Nährschicht, im unteren Ende schräger Röhren, zeigten, daß sich die Zonen nicht nur in der Ebene ausbreiten, sondern die Impfstelle halbkugelförmig umgeben.

Die häufig auftretende Bildung von Niveauflächen ist jedenfalls als Anpassung an eine bestimmte chemotaktische Gleichgewichtslage anzusehen. Ich erinnere hier an eine Angabe Richters[2]), der bei feiner Verteilung des Impfmaterials in stehenden Agarröhren nach einiger Zeit ½ cm unter dem Meniskus parallel zu diesem eine besonders starke Diatomeenanhäufung fand und daraus auf die Anpassung an eine gewisse Sauerstoffspannung schloß.

Sehr leicht läßt sich diese Erscheinung durch Stichimpfung auf Nährsubstrat von niedriger Agar-Konzentration wiederholen (½%).

Um die Abhängigkeit der Diatomeen vom O der Luft näher zu untersuchen, verschloß ich einige der Stichkulturen luftdicht. In erster Zeit fand in verschlossenen und unverschlossenen Röhren gleichmäßig starkes Oberflächenwachstum statt, während das Innere des Substrates fast unbelebt blieb. Dieser Zustand dauerte bei den verschlossenen Röhren an, während bei den nur mit Wattestopfen versehenen Kulturen das Vegetationsmaximum als scharf begrenzte Niveaufläche langsam bis zu ¾ cm, parallel zum Meniskus, einsank. Hieraus könnte man sehr wohl auf eine Beziehung der Diatomeen zu einer gewissen Sauerstoffspannung schließen, und zwar muß diese Spannung geringer sein als die der Luft. Darum trat in den luftdicht verschlossenen Röhren, bei denen sich der freie O nicht von außen ergänzen konnte, kein Sinken ein.

---

[1]) Hoffmann, Wachstumsverhältnisse einiger holzzerstörender Pilze. — Gallemaerts, De la zonation des cultures de champignon.

[2]) b. I. l. c. I, S. 48.

Bei längerer Ausdehnung der Versuche zeigte sich aber, daß die Beziehung nicht ganz so einfach ist. Es bildeten sich nämlich unterhalb der ersten Niveaufläche in nicht regelmäßigen Abständen noch 1 bis 3 weitere Vegetationsmaxima, ohne daß die oberste Fläche an Lebensfähigkeit eingebüßt hätte. Diese neuen Anhäufungen zeigen weniger scharfe Grenzen. Es treten also zu der einfachen Beziehung zum O der Luft einige komplizierende Faktoren hinzu. Unter diesen steht an erster Stelle die Wirkung der eigenen Abbauprodukte und die durch Agar fast garnicht behinderte Diffusion. Da zu den Abbauprodukten auch die zahlreich ausgeschiedenen O-Ansammlungen zu rechnen sind, so ist es wohl verständlich, daß die weitere Verfolgung der Beziehung zum O der Luft als aussichtslos aufgegeben wurde.

### 7. Absonderung von Schleim in Reinkulturen.

Eine sehr häufige Erscheinung, besonders in Flüssigkeitskulturen, ist die Ausscheidung großer Schleimmassen durch die Diatomeen, mit denen sie sich als dicker, meist netzartiger Belag an den Wänden der Gefäße befestigen. Diese Bildung tritt nicht nur in Rohkulturen auf, sondern besonders stark auch in Reinkulturen. Innerhalb dieser Schleimmassen findet oft eine Abwanderung der Diatomeen auf die sonst unbenetzten Glaswände statt. So konnte ich in einem Fall beobachten, wie dieselben auf diese Weise eine oberhalb der Nährlösung befindliche, besonders hell beleuchtete Linie erreichten. Auch in Oberflächenkulturen auf Agar entsteht häufig eine derartige Absonderung von Schleim. Dadurch bekommt der Rand solcher Kolonien jenes charakteristische Aussehen, wie es durch die Photographien Fig. 4—7 wiedergegeben ist. (Fig. 4, 5, 6, 7.) Innerhalb der den Rand bildenden Schleimstreifen findet stets eine lebhafte Bewegung statt. Meist eilt ein einzelnes Individuum voraus und die übrigen drängen sich auf dem vorgezeichneten Wege nach. Diese Bewegungsart ist also auf möglichste Umgehung der Reibung an dem Substrat gerichtet. Zugleich illustriert Fig. 4 einen Fall von starker negativer Chemotaxis gegenüber den Abbauprodukten. Während das Innere der Kolonie wenig belebt ist, strebt die größte Anzahl der Diatomeen in schneller Bewegung nach allen Seiten auseinander. In Fig. 7 ist der abgesonderte Schleim als dunkel begrenzte Zone sichtbar. Die Zähigkeit dieser Schleimfäden geht daraus hervor, daß man sie leicht mit der Nadel vom Substrat abziehen kann, ohne sie zu zerreißen.

### 8. Die Bedeutung der Schüttelkulturen.

Um die Vermehrung von Diatomeen zu beobachten, muß man von Einzelindividuen ausgehen. Dies erreicht man bei deren geringer Größe am besten durch Schüttelkulturen. In den noch flüssigen

Agar-Nährboden wird kurz vor dem Erstarren bei 40° eine kleine Menge von Diatomeen übertragen und durch Schütteln gut verteilt. Nach dem gleich darauf erfolgenden Erstarren sind meist alle Individuen isoliert voneinander im Substrat inseriert. Durch die Größe der aus ihnen entstehenden Kolonien ist die Vermehrung leicht zu kontrollieren. Zugleich besitzt man in der Schüttelkultur ein wertvolles Maß für die Lebensfähigkeit des Materiales. Denn Diatomeen, die durch lange Laboratorienzucht geschwächt sind, können eine Temperatur von ca. 40° nicht ertragen und kommen infolgedessen in solchen Kulturen nicht zur Entwicklung.

## III. Kulturen in farbigem Licht.

Es ist, wie ich schon früher sagte, für den Vergleich der Wirkung verschiedenartiger Strahlen auf die Chromatophoren in erster Linie nötig, zu untersuchen, welche Lichtfarben von den assimilatorisch wirksamen Farbstoffen absorbiert, welche durchgelassen werden. Darum wende ich meine Aufmerksamkeit zuerst dieser Aufgabe zu. Da zu den Lichtversuchen auch eine in steter Aplanosporenbildung sich vermehrende Grünalge aus der Gattung Chlorococcum herangezogen wurde, rekapituliere ich hier in Kürze die bekannten spektralanalytischen Befunde, sowohl an grünen als auch an gelbbraunen Chromatophorenfarbstoffen.

### 1. Die Absorptionsspektra.

Grüne Algen besitzen ein Absorptionsmaximum im Rot zwischen den Fraunhoferschen Linien B und C, ein etwas geringeres in Orange bei C½D. Dann folgt das gelbgrüne Absorptionsminimum, unterbrochen von zwei sehr schwachen Streifen. Die große Endabsorption beginnt im Blau bei E½F und besitzt zwischen F und G eine nur sehr wenig lichtdurchlässigere Stelle.

Die Gesamtheit der Diatomeenfarbstoffe zeigt im langwelligen Teil des Spektrums keine erheblichen Unterschiede gegenüber der Summe der Farbstoffe bei grünen Pflanzen. Im kurzwelligen Teil jedoch beginnt die Endabsorption schon erheblich früher, im Grün etwa bei D½E.

Da das Chlorophyll beiden Algen gemeinsam ist, werden die Unterschiede durch die als Sensibilisator dienenden gelblichen Farbstoffe, Xanthophyll und Diatomin, bedingt. Innerhalb der Endabsorption findet in beiden Fällen nach Engelmann[1]) die stärkste Auslöschung der Strahlen im äußersten Violett statt. Leider fehlen überhaupt noch rein objektive Messungen mit Bolometer oder Thermoelement,

[1]) l. c. b. S. 85.

die genau Aufschluß gäben über die Energieverteilung in den Absorptionsspektren der assimilatorisch wirksamen Farbstoffe. Die einzigen mir in dieser Richtung bekannten Versuche von Detlefsen[1]) genügen durchaus nicht den Anforderungen.

## 2. Die Lichtfilter.

Von der Ausführung der Kulturen im direkten Sonnenspektrum mußte ich absehen, denn es ist trotz Verwendung eines Heliostaten nicht möglich, ein Spektrum von genügender Leuchtkraft zu erzeugen, da der Spalt im Interesse der Farbenreinheit ziemlich eng zu wählen ist. Auch die mit den mir zu Gebote stehenden Hilfsmitteln erreichbare Ausdehnung des Spektrums war so gering, daß schon dadurch die Reinheit desselben nach Durchgang durch das Nährmedium gestört war. Demnach war ich genötigt, das Sonnenspektrum durch Lichtfilter in möglichst eng aneinanderschließende Spektralbezirke zu zergliedern. Ich suchte also eine lückenlose Reihe von Strahlenfiltern ausfindig zu machen, deren jeder nur ein eng begrenztes Spektralgebiet durchließ, alle anderen Strahlen aber vollkommen auslöschte.

Von den sehr lichtdurchlässigen farbigen Gläsern sah ich ab, weil die grünen und blauen Scheiben stets einen Teil der roten Strahlen durchlassen. Die von mir benutzten Farblösungen haben diesen Nachteil nicht, weisen aber große Unterschiede in der Intensität des durchgelassenen Lichtes auf. Zu ihren Gunsten sprechen zwei weitere Umstände. Von vornherein ist es möglich, sie auf einen besonderen Spektralbezirk abzustimmen. Außerdem erwärmen sie sich nicht in dem Maße wie farbige Gläser bei der Bestrahlung.

Die Zusammensetzung der Farblösungen ist in folgender Tabelle wiedergegeben:

w = farblos = dest. $H_2O$.
1 = rot = Neutralrot in $H_2O$.
2 = rot-gelb = Methylorange in $H_2O$.
3 = orange-gelb = Safranin in $CuSO_4$-Lösung.
4 = gelb = Bismarckbraun in konz. $CuSO_4$.
5 = gelbgrün = konzentrierte $CuSO_4 + K_2Cr_2O_7$-Lösung. (Zettnowsches Filter.)
6 = blaugrün = Berliner Blau in Oxalsäure-Lösung.
7 = hellblau = Säuregrün + Methylgrün in $CuSO_4$.
8 = dunkelblau = Paramethylblau in $CuSO_4$.
9 = violett = Methylviolett + Methylenblau in $CuSO_4$.

Die konzentrierte $CuSO_4$-Lösung als Medium für die Farbstoffe 3, 4, 7, 8 und 9 wurde mit bestem Erfolge zur Absorption des roten Spektralbezirkes verwendet.

---

[1]) Detlefsen, Die Lichtabsorption in assimilierenden Blättern.

Die spektralanalytischen Untersuchungen und die Bestimmung der von den Lösungen durchgelassenen Strahlungsenergie wurden unter freundlicher Leitung von Herrn Geheimrat Professor Dr. Dorn im hiesigen physikalischen Institut durchgeführt.

Zur Bestimmung der von den Filtern durchgelassenen Energie diente eine Wismut-Antimon-Thermosäule in Verbindung mit einem Galvanometer nach Carpentier. (Fernrohrablesung, Skala in 2 m Entfernung.) Diese Anordnung hat vor der Kniep-Minderschen[1]) den Vorteil bedeutend größerer Empfindlichkeit, ist jedoch nicht vollkommen sicher gegen äußere Störungen, wie das Vorüberfahren der elektrischen Straßenbahn. Diese lassen sich aber leicht durch vergleichende Messungen ausschalten.

Die Thermosäule war in der Hinterwand eines meiner Kulturkästen angebracht. In der Vorderwand desselben befand sich ein Fenster, das durch die Gefäße mit den Farblösungen mittels Schiebervorrichtung verschlossen werden konnte. Zur Isolierung war das Ganze untergebracht in einem größeren Kasten, dicht mit Watte verstopft. Die Vorderseite dieses Kastens bildete eine doppelte Blechblende mit rundem Ausschnitt, der wieder mit einer großen, blanken Blechscheibe verschlossen werden konnte.

Wichtig ist, daß der Stromkreis während der ganzen Versuchsdauer geschlossen blieb. Gemessen wurde der Unterschied des Galvanometerausschlages bei geschlossener und geöffneter Blende.

Da es sich in dieser Arbeit nur um den Vergleich der Wirkungen verschiedener Farben handelt, konnte ich von absoluten Messungen der Energie absehen. Die relative Energie des durchgelassenen Lichtes kann bei der Größe des Skalenabstandes vom Galvanometer dem Galvanometerausschlage direkt proportional gesetzt werden. Als Vergleichsobjekt diente hierbei die farblose Filterschicht w, an der stets zwischen je zwei Messungen eine Kontrollbeobachtung gemacht wurde. Auf diese Weise war es leicht, zu verläßlichen Werten zu gelangen.

Ein nicht zu beseitigender Nachteil meiner auf langwierigen Kulturversuchen beruhenden Methode gegenüber den nur kurze Zeit jedesmal beanspruchenden Kniep-Minderschen Versuchen bestand in der Unmöglichkeit, die Energieschwankungen stetig zu kontrollieren. Da während eines Kulturversuches nach Tageszeit, Bewölkung u. s. f. verschiedene Beleuchtungsverhältnisse vorkamen, wurden also auch die Energiemessungen bei verschiedener Witterung und zu verschiedenen Tageszeiten ausgeführt. Durch eine große Anzahl vergleichender Beobachtungen wurden schließlich konstante Werte gefunden.

---

[1]) l. c. S. 630.

Die qualitative Untersuchung der Farblösungen geschah mit dem Spektrometer. Die Angabe des Minimums der Absorption entbehrt also absoluter Objektivität.

In folgender Tabelle sind die Resultate der thermoelektrischen Energiebestimmung zusammengestellt mit den Ergebnissen der spektralanalytischen Untersuchung. Die Wellenlänge λ ist ausgedrückt in μ.

**Tabelle 2.**

| | Farbe | Bezirk der durchgelassenen Strahlen | Minimum der Absorption | relat. Energie (thermoel.) |
|---|---|---|---|---|
| w | weiß | ultrarot—violett | | 100 |
| 1 | rot | ultrarot—0,644 | ca. 0,700—0,680 | 32,9 |
| 2 | rot-gelb | 0,681—0,586 | 0,660—0,618 | 27,7 |
| 3 | orange-gelb | 0,648—0,581 | 0,638—0,594 | 7,5* |
| 4 | gelb | 0,623—0,532 | 0,605—0,563 | 4,5* |
| 5 | gelbgrün | 0,625—0,500 | 0,589—0,525 | 9,9 |
| 6 | blaugrün | 0,519—0,476 | 0,503—0,486 | 3,1 |
| 7 | hellblau | 0,511—0,469 | 0,498—0,481 | 2,6 |
| 8 | dunkelblau | 0,474—0,438 | 0,461—0,449 | 1,7 |
| 9 | violett | 0,449—0,423 | 0,441—0,430 | 1,2 |

* Die Filter 3 und 4 zeigten schon bei der Betrachtung mit bloßem Auge sehr geringe Lichtstärke.

Um zu untersuchen, welche Lösungen ultrarote Strahlen durchlassen, wurden Messungen vorgenommen, bei denen vor die Filterlösung noch eine Ebonitplatte (Dicke 1,85 mm) oder eine Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff (Schichtdicke 1 cm) eingeschaltet war. Die Ebonitplatte erscheint absolut undurchsichtig. Sie läßt nur ultrarote Strahlen durch. Die Jodlösung erschien gegen den Himmel auch undurchsichtig, jedoch war die Sonne als ganz schwach rote Scheibe sichtbar. Diese Lösung ließ also außer ultrarotem Licht noch das äußerste sichtbare Rot durch.

Bei diesen thermoelektrischen Beobachtungen zeigte sich, daß die Filter 3—9 gar kein ultrarotes Licht durchlassen. Der Durchlaßbereich des Filters 2 geht bis ins äußerste sichtbare Rot, während 1 und w noch einen beträchtlichen Teil ultraroter Strahlen durchlassen.

In folgender Tabelle sind die diesbezüglichen Messungen mitgeteilt.

**Tabelle 3.**

I.

| | Filter allein | Filter + Ebonit | Ebonit allein |
|---|---|---|---|
| w | 100 | 0,6 | 7,0 |
| 1 | 33,2 | 0,2 | 6,8 |
| 2 | 28,1 | 0,0 | 7,1 |

II.

| | Filter allein | Filter + Jodlösung | Jodlösung allein |
|---|---|---|---|
| w | 100 | 6,3 | 25,4 |
| 1 | 32,8 | 3,0 | 26,1 |
| 2 | 27,9 | 0,1 | 25,8 |

### 3. Methodik.

#### a) Die Versuchsanordnungen.

Bei den Lichtversuchen wurden zwei verschiedene Anordnungen getroffen, die im Folgenden kurz beschrieben sind.

Die einfachere Art bestand darin, daß in der Oberseite eines im übrigen lichtsicher schließenden Kastens in einer Blendenöffnung die Filterfarbe in 1 cm hoher Schicht angebracht war. Zuerst wurden flache Schalen zur Aufnahme der Lösungen verwendet, die allseitig weit über die Blenden herausragten. Später benutzte ich flache annähernd planparallele Flaschen von 1 cm lichter Weite, die mittels Schlitteneinrichtung vor der Blendenöffnung angebracht wurden. Die Kulturgefäße wurden direkt unter der Filterschicht aufgestellt.

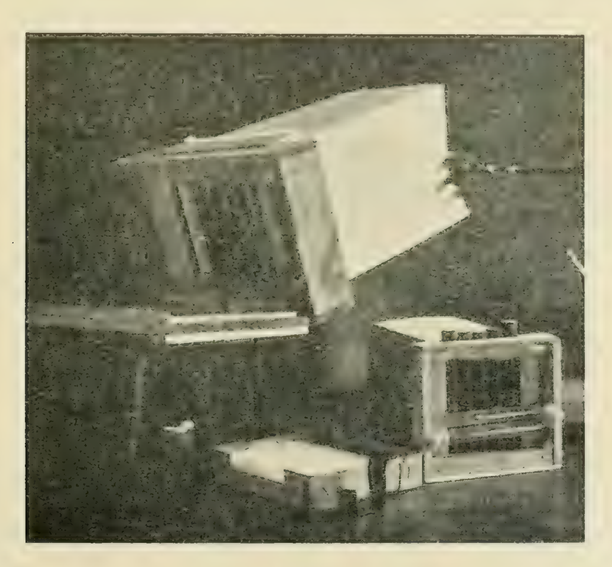


Fig. 1.

Die zweite Anordnungsweise ist von dieser in mancher Hinsicht verschieden, so daß ich etwas näher darauf eingehen muß. Sie ist hervorgegangen aus dem Bedürfnis, in demselben Kulturgefäß nebeneinander die verschiedenen Farben wirken zu lassen.

Ein schmaler Kasten, der zur Aufnahme der übereinander horizontal liegenden Kulturröhren dient, ist an der großen Rückwand mit lichtsicher schließender Klappe versehen. In der Vorderwand befindet sich ein Fenster, in dem, eng aneinanderschließend, zylindrische Glasgefäße vertikal nebeneinander angebracht sind. Diese Glaszylinder dienen zur Aufnahme der Filterflüssigkeiten. Vor dem Fenster befindet sich noch ein 30—40 cm langer Lichtschacht. Figur 1 veranschaulicht zwei solcher Apparate.

Bei parallel einfallendem Licht würde hinter jedem Zylinder eine ziemlich scharfe Brennlinie entstehen. Da hier aber das vom Himmelsgewölbe zerstreute Licht zur Anwendung kam, von dem der Licht-

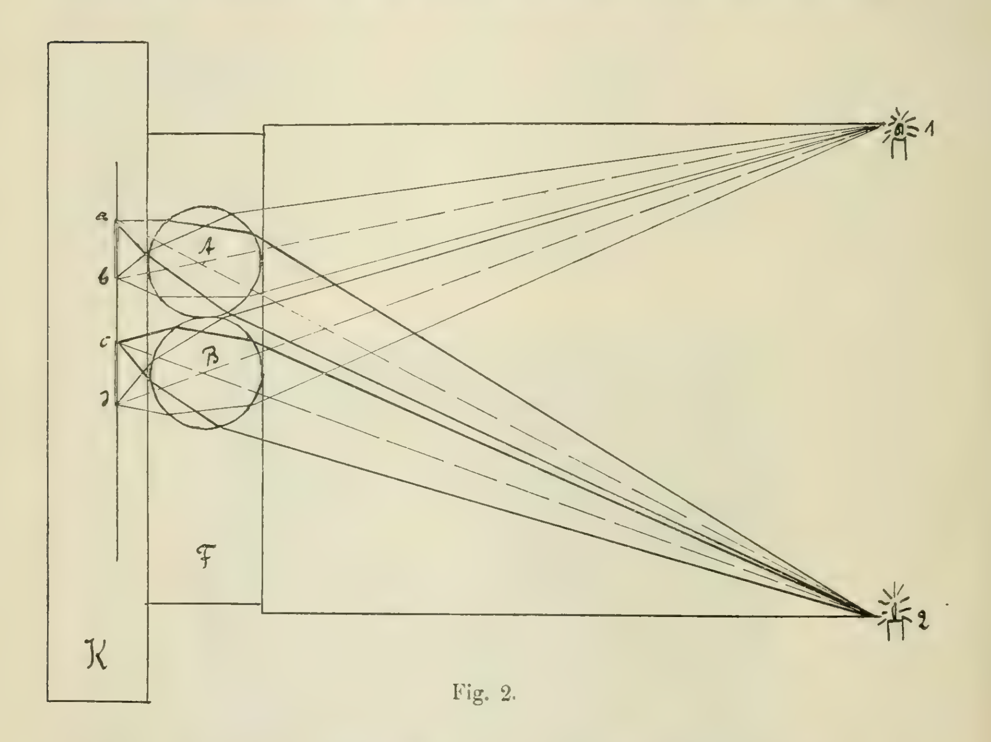


Fig. 2.

schacht die in zu großem Winkel auffallenden Strahlen abhielt, so entsteht hinter jedem Zylinder ein scharf begrenzter Brennstreifen, dessen Breite umgekehrt proportional der Länge des Lichtschachtes ist. Diese ist demnach so groß zu wählen, daß die Breite der Streifen kleiner ist als der Durchmesser der Zylindergefäße. Es bleibt dann zwischen zwei Nachbarstreifen stets eine völlig dunkle Zone. Der Strahlengang ist in dem schematischen Grundriß Fig. 2 dargestellt. Bei Anwendung genügend dünner Glaswände verursachen diese keine Fehler in der Beleuchtung.

Die Kulturröhren liegen senkrecht zu den Farbzylindern (A und B), so in dem Raume K, daß die Brennstreifen (ab und cd) möglichst günstig in das Substrat fallen.

Da sich alle Farben unter gleichen Bedingungen befinden, kommt die Energieänderung durch die Strahlenbrechung nicht in Betracht. Nur ist durch gleichmäßige Form des Kultursubstrates dafür zu sorgen, daß der Strahlengang an verschiedenen Stellen desselben nicht merklich verschieden ausfällt.

Durch längere Ausdehnung eines Versuches kann man sich leicht von der Brauchbarkeit der Anordnung überzeugen. Es wechseln dann vollkommen unbelebte Strecken mit solchen ab, die durch und durch mit Organismen erfüllt sind. Auf diese Weise hat man schon makroskopisch ein gutes Übersichtsbild über den Ausfall des Versuches. Außerdem ist zu bemerken, daß Versuche nach dieser Anordnung keine anderen Resultate lieferten, als die nach der vorher beschriebenen Methode.

### b) Das Maß für das Wachstum.

Zunächst war es nötig, ein von Subjektivität möglichst freies Maß für die Vermehrungsgröße zu finden. Dieses bot sich am sichersten durch die oben beschriebenen Schüttelkulturen, mit denen schon Richter[1]) so elegante Resultate bei seinen Versuchen über Phototaxis erzielte. Bei genügend sorgfältiger Verteilung des Ausgangsmateriales im Nährsubstrat bilden die neu entstehenden Kolonien in ihrer Individuenzahl ein genügend sicheres Maß für das Wachstum. Allerdings kommen oft infolge individueller Veranlagung der Einzelorganismen ziemliche Schwankungen unter sonst gleichen Verhältnissen vor. Diese lassen sich aber leicht durch eine größere Menge von Zählungen ausgleichen. Anderseits beeinträchtigen sich nahe aneinanderliegende Kolonien in ihrer Vermehrung nicht merklich, was bei dem geringen Nährstoffbedürfnis begreiflich erscheint. Die Versuche durften nämlich nicht zu lange ausgedehnt werden, weil man nur bei relativ kleinen Kolonien mit Sicherheit die Individuenzahl feststellen kann. Im Sommer betrug die Dauer einer Versuchsreihe 1 bis 2 Wochen, im Winter ungefähr doppelt so lange. Eine Benachteiligung der Kolonien untereinander trat erst sehr viel später auf, wenn die Einzelkolonien nicht mehr voneinander zu unterscheiden waren.

Als Substrat diente für die Diatomeen durchweg der früher angegebene Nährboden mit Asparagin und Äpfelsäure als organischen

---

[1]) l. c. a S. 57.

Zusätzen. Wie früher ausgeführt wurde, ermöglicht dieser Nährboden bei Diatomeen keine Vermehrung in Dunkelkulturen. Da sich aber die grüne Alge auf diesem Substrat reichlich bei Lichtabschluß vermehrte, wurden für dieselbe die organischen Zusätze fortgelassen.

Einige Versuche auf dem reinen „Mineralsalzagar“ mit den drei reingezüchteten Diatomeen, sowie mit einigen Formen, die nicht als absolute Reinkultur gewonnen werden konnten, führten, wenn auch langsamer, zu dem gleichen Resultat wie die Kulturen bei besserer Ernährung. Das entspricht der von mir im Anschluß an Richter[1]) wiederholten Erfahrung, daß wenigstens keins der darauf geprüften Substrate eine Vermehrung der Diatomeen im Dunkeln erlaubte.

### 4. Die praktische Ausführung.

Wie schon aus dem Vorhergesagten hervorgeht, wurden Schüttelkulturen in schrägen Röhrchen mit möglichst gleichmäßiger Substratleiste den farbigen Strahlen ausgesetzt. Nach Beendigung des Versuches wurden mit der Platinnadel einzelne Kolonien in kleinen Agarstückchen auf den Objektträger übertragen und ausgezählt. Dabei wurden möglichst verschiedene Stellen des bestrahlten Substrates berücksichtigt. Wo es anging, wurde auch durch die Wandung des Kulturgefäßes hindurch gezählt.

Bei größeren Kolonien mußte der Zeichenapparat zu Hilfe genommen werden. Jede der im Folgenden mitgeteilten Zahlen ist Mittelwert von ca. 20—30 Einzelzählungen. Dabei diente der hinter der farblosen Schicht w gefundene Wert als Normalmaß. Er wurde gleich 100 gesetzt und die übrigen Zahlen der Reihe danach umgerechnet.

Um einen Anhalt für die unter gleichen Umständen vorkommenden Schwankungen in der Vermehrungsgröße zu geben, teile ich hier die Zahlenreihe mit, aus deren Mittelwert die erste Zahl der Tabelle für die Navicula minuscula berechnet wurde.

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Einzelzählungen: | 26 | 29 | 35 | 41 | 22 |
| | 28 | 35 | 34 | 36 | 29 |
| | 24 | 37 | 30 | 35 | 27 |
| | 29 | 32 | 31 | 36 | 33 |
| Mittelwert: | 31,5. | | | | |

Das Mittel der in der gleichen Reihe für das Filter w gefundenen Zahlen war 158,3, dieser wurde = 100 gesetzt. Demnach war auch die Zahl 31,5 durch 1,583 zu dividieren. Es resultiert daraus die Zahl 19,9.

---

[1]) l. c. b. I. S. 39.

## Die Vermehrungsreihen.

### Tabelle 4.

### α. Navicula minuscula.

| Filter | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 19,9 | 47,3 | 42,6 | 8,1 | 22,5 | 23,5 | 14,7 | 6,9 | 3,4 |
| | 26,1 | 50,1 | 43,9 | 10,2 | 25,4 | 25,6 | 17,2 | 8,1 | 5,0 |
| | 20,9 | 48,4 | 41,7 | 9,4 | 24,2 | 24,4 | 16,4 | 7,2 | 3,9 |
| | 19,5 | 43,4 | 39,2 | 7,9 | 20,3 | 22,5 | 14,9 | 7,0 | 4,1 |
| | 20,9 | 78,5 | 52,1 | 9,2 | 29,9 | 33,7 | 19,9 | 11,2 | 6,5 |
| | 19,5 | 74,8 | 48,7 | 9,2 | 28,0 | 31,9 | 19,5 | 10,6 | 4,9 |
| | 18,4 | 68,7 | 46,2 | 8,9 | 26,1 | 30,4 | 18,5 | 9,3 | 5,4 |
| | 27,8 | 67,3 | 52,5 | 18,0 | 35,4 | 37,3 | 32,1 | 22,3 | 12,8 |
| | 36,2 | 75,6 | 58,4 | 18,1 | 40,6 | 43,5 | 24,0 | 18,9 | 10,9 |
| | 38,6 | 82,9 | 62,1 | 19,9 | 44,3 | 45,4 | 24,5 | 19,7 | 9,0 |
| | 41,3 | 83,4 | 65,8 | 20,5 | 44,7 | 46,4 | 25,3 | 20,5 | 13,1 |
| | 44,7 | 89,8 | 60,2 | 25,5 | 51,1 | 51,2 | 33,9 | 21,7 | 12,1 |
| | 41,3 | 83,2 | 60,0 | 24,1 | 46,3 | 46,6 | 30,1 | 21,5 | 12,5 |
| | 39,8 | 75,6 | 54,3 | 18,6 | 38,7 | 41,4 | 29,7 | 24,7 | 18,8 |
| | 38,4 | 78,4 | 61,7 | 22,4 | 35,3 | 38,6 | 27,1 | 19,9 | 14,8 |
| | 24,6 | 61,4 | 48,6 | 16,1 | 34,5 | 37,0 | 29,7 | 19,4 | 9,9 |
| | 23,7 | 60,6 | 49,0 | 16,2 | 31,2 | 32,4 | 28,1 | 18,2 | 9,6 |
| | 22,3 | 58,7 | 47,1 | 15,3 | 31,3 | 34,9 | 27,3 | 18,3 | 9,7 |
| Mittel | 29,1 | 68,2 | 51,9 | 15,4 | 33,9 | 35,9 | 24,1 | 15,9 | 9,2 |

### Tabelle 5.

### β. Nitzschia Palea.

| Filter | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 23,5 | 70,6 | 53,5 | 20,5 | 41,6 | 50,7 | 26,6 | 13,7 | 6,8 |
| | 21,5 | 69,8 | 53,9 | 19,7 | 41,3 | 50,1 | 24,9 | 13,0 | 6,0 |
| | 24,0 | 71,7 | 54,6 | 22,8 | 43,1 | 51,0 | 28,3 | 15,9 | 8,5 |
| | 19,3 | 65,7 | 46,0 | 16,7 | 28,5 | 36,3 | 23,9 | 11,9 | 7,1 |
| | 23,8 | 69,8 | 49,2 | 19,4 | 36,1 | 40,5 | 27,0 | 12,8 | 8,5 |
| | 21,5 | 68,5 | 48,8 | 17,9 | 32,3 | 37,2 | 24,1 | 12,2 | 8,4 |
| | 13,7 | 62,1 | 43,2 | 9,8 | 19,4 | 22,6 | 22,5 | 10,6 | 8,7 |
| | 17,2 | 66,7 | 47,7 | 10,1 | 22,4 | 25,6 | 26,1 | 12,1 | 10,7 |
| | 14,1 | 64,8 | 44,1 | 10,4 | 20,9 | 23,8 | 24,3 | 11,5 | 9,4 |
| | 14,4 | 50,8 | 40,7 | 10,1 | 24,3 | 25,9 | 19,7 | 11,0 | 8,8 |
| | 16,8 | 53,7 | 41,5 | 10,5 | 25,4 | 28,1 | 20,4 | 11,6 | 9,2 |
| | 18,8 | 55,7 | 44,9 | 11,0 | 26,7 | 30,4 | 24,6 | 14,3 | 11,6 |
| | 17,1 | 52,2 | 43,7 | 10,8 | 26,8 | 28,8 | 24,1 | 14,1 | 10,4 |
| | 17,9 | 67,0 | 46,5 | 10,6 | 25,7 | 29,8 | 24,4 | 11,8 | 7,1 |
| | 22,5 | 79,5 | 52,0 | 11,9 | 30,9 | 37,7 | 26,3 | 16,1 | 9,3 |
| | 21,0 | 78,4 | 50,2 | 11,6 | 29,3 | 36,4 | 24,2 | 13,5 | 8,4 |
| | 18,6 | 71,3 | 47,3 | 11,1 | 26,1 | 32,1 | 22,5 | 12,6 | 7,6 |
| | 41,6 | 78,9 | 58,0 | 18,4 | 41,2 | 42,0 | 34,6 | 25,1 | 18,3 |
| Mittel | 20,4 | 66,5 | 48,1 | 14,1 | 30,1 | 34,9 | 24,9 | 13,5 | 9,2 |

**Tabelle 6.**

γ. Nitzschia dissipata.

| Filter | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 34,1 | 59,4 | 52,8 | 24,1 | 41,8 | 43,0 | 26,3 | 15,8 | 7,5 |
| | 33,6 | 57,2 | 49,7 | 23,0 | 36,8 | 37,9 | 25,1 | 14,9 | 10,6 |
| | 36,1 | 64,0 | 56,5 | 24,9 | 41,4 | 42,1 | 26,6 | 18,3 | 13,4 |
| | 24,3 | 79,3 | 54,3 | 21,0 | 36,1 | 38,9 | 23,6 | 18,0 | 9,9 |
| | 22,7 | 72,9 | 51,6 | 19,6 | 33,7 | 38,6 | 21,7 | 17,2 | 9,5 |
| | 25,0 | 81,8 | 56,1 | 22,4 | 38,2 | 39,5 | 23,7 | 21,8 | 12,4 |
| | 35,1 | 74,5 | 52,2 | 11,1 | 37,5 | 29,1 | 23,0 | 14,9 | 10,5 |
| | 31,3 | 67,3 | 51,3 | 10,3 | 32,1 | 32,6 | 22,9 | 13,8 | 10,1 |
| | 27,5 | 59,8 | 47,3 | 9,8 | 29,4 | 31,3 | 21,0 | 12,7 | 9,1 |
| | 17,3 | 52,8 | 48,3 | 10,6 | 25,5 | 27,2 | 16,9 | 9,2 | 7,4 |
| | 20,7 | 59,2 | 49,7 | 14,8 | 28,5 | 28,8 | 23,1 | 13,4 | 11,0 |
| | 22,5 | 65,0 | 48,1 | 24,7 | 43,8 | 44,1 | 27,7 | 17,5 | 11,7 |
| | 31,7 | 77,0 | 53,9 | 27,3 | 48,2 | 49,9 | 32,3 | 18,5 | 12,5 |
| | 27,5 | 67,2 | 55,1 | 10,1 | 41,0 | 42,3 | 24,0 | 12,8 | 9,7 |
| | 24,1 | 61,4 | 52,7 | 11,6 | 38,7 | 39,1 | 20,1 | 11,1 | 7,3 |
| | 23,4 | 57,4 | 51,2 | 8,9 | 34,3 | 35,6 | 19,9 | 10,9 | 8,5 |
| | 29,9 | 59,1 | 50,1 | 24,9 | 42,6 | 49,0 | 26,5 | 21,2 | 12,6 |
| | 33,3 | 59,3 | 53,3 | 25,8 | 44,6 | 52,9 | 28,8 | 22,7 | 16,5 |
| | 28,6 | 55,6 | 46,6 | 21,3 | 41,8 | 46,1 | 24,5 | 19,7 | 12,3 |
| | 16,3 | 51,6 | 43,8 | 9,5 | 30,2 | 31,4 | 28,4 | 15,2 | 7,4 |
| | 12,2 | 72,4 | 37,5 | 12,4 | 34,1 | 35,6 | 19,3 | 10,6 | 5,9 |
| | 15,1 | 80,6 | 47,5 | 18,9 | 39,2 | 40,3 | 23,2 | 12,3 | 10,8 |
| | 13,3 | 79,1 | 41,4 | 18,0 | 37,8 | 38,9 | 21,2 | 11,7 | 7,8 |
| | 11,7 | 69,7 | 36,8 | 14,6 | 36,0 | 36,8 | 20,7 | 11,0 | 7,1 |
| | 14,7 | 76,2 | 39,3 | 17,6 | 37,9 | 38,4 | 20,6 | 9,4 | 6,4 |
| | 18,2 | 52,7 | 45,1 | 9,1 | 34,1 | 25,3 | 25,1 | 14,7 | 9,1 |
| | 18,9 | 53,6 | 49,8 | 10,8 | 33,9 | 25,2 | 24,3 | 13,3 | 7,5 |
| | 19,8 | 56,5 | 49,3 | 13,4 | 37,8 | 34,1 | 32,2 | 17,6 | 11,6 |
| | 14,0 | 57,1 | 49,0 | 10,1 | 29,0 | 42,0 | 26,7 | 18,4 | 11,0 |
| Mittel | 20,8 | 64,4 | 48,9 | 16,6 | 36,7 | 37,8 | 24,1 | 15,1 | 9,9 |

Die für die drei Diatomeenformen gewonnenen Mittelreihen zeigen genügenden Parallelismus, so daß sie zu einer Hauptreihe kombiniert werden können.

Diese Hauptreihe hat folgende Gestalt.

| Farbe | rot | rotgelb | orange | gelb | grün | blaugr. | blau | blau | violett |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Filter | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| Vermehr. | 23,4 | 66,4 | 49,6 | 15,4 | 33,6 | 36,2 | 24,4 | 14,8 | 9,4 |

Zum Vergleich wurden analoge Versuche mit der ebenfalls rein gezüchteten Chlorococcum-Grünalge ausgeführt. Die Resultate sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle 7.

| Filter | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 9,1 | 48,0 | 36,6 | 13,0 | 5,3 | 20,0 | 22,6 | 21,0 | 11,2 |
| | 12,0 | 53,6 | 35,8 | 10,1 | 4,4 | 19,5 | 34,4 | 16,7 | 5,0 |
| | 8,7 | 50,3 | 33,0 | 22,4 | 8,9 | 26,1 | 35,0 | 29,4 | 19,7 |
| | 12,1 | 57,4 | 30,3 | 20,2 | 6,0 | 17,7 | 26,3 | 18,1 | 17,9 |
| | 14,3 | 60,6 | 34,3 | 28,8 | 6,2 | 20,9 | 30,5 | 19,5 | 18,1 |
| | 12,9 | 60,3 | 52,7 | 29,7 | 8,1 | 21,3 | 33,0 | 28,9 | 24,6 |
| | 15,9 | 63,9 | 54,5 | 36,7 | 9,3 | 25,1 | 34,2 | 33,5 | 28,8 |
| | 8,9 | 51,0 | 31,7 | 15,9 | 4,5 | 24,2 | 30,6 | 25,5 | 8,1 |
| | 9,1 | 52,8 | 37,9 | 17,7 | 4,7 | 25,8 | 37,4 | 31,3 | 10,5 |
| | 8,9 | 56,8 | 31,5 | 13,4 | 3,9 | 14,8 | 23,4 | 20,5 | 10,6 |
| | 6,1 | 41,4 | 34,5 | 21,2 | 7,3 | 23,3 | 28,3 | 21,3 | 6,8 |
| | 10,3 | 53,4 | 40,2 | 18,7 | 5,1 | 25,6 | 31,5 | 26,6 | 10,1 |
| | 8,3 | 49,7 | 42,4 | 22,3 | 10,0 | 26,5 | 31,6 | 26,1 | 12,4 |
| | 9,0 | 49,1 | 31,8 | 12,9 | 4,2 | 18,5 | 25,4 | 18,1 | 3,2 |
| | 10,6 | 42,9 | 28,0 | 11,9 | 4,4 | 17,7 | 22,6 | 16,9 | 4,0 |
| | 8,9 | 45,1 | 31,7 | 20,9 | 5,3 | 14,0 | 25,8 | 17,8 | 9,1 |
| | 8,3 | 43,3 | 34,5 | 22,5 | 5,7 | 14,6 | 28,2 | 23,0 | 11,5 |
| | 13,2 | 57,6 | 32,9 | 17,4 | 6,2 | 13,4 | 22,6 | 18,7 | 7,5 |
| | 9,4 | 49,9 | 26,6 | 12,9 | 3,8 | 16,6 | 24,7 | 16,3 | 6,8 |
| | 14,5 | 50,3 | 38,1 | 10,4 | 6,4 | 25,3 | 32,8 | 21,6 | 5,5 |
| Mittel | 10,5 | 51,9 | 35,9 | 18,5 | 6,0 | 20,5 | 29,0 | 22,5 | 11,6 |

Die letzten Reihen der Tabellen 5, 6 und 7 entstammen einem Kontrollversuch, der im Winter 1910/11 unternommen wurde. Alle übrigen Reihen sind das Ergebnis von Versuchen aus dem Sommer und Herbst 1910.

## 5. Die Bedeutung der Energie.

Zur Vergleichung der spezifischen Wirkung der einzelnen Spektralbezirke sind die gewonnenen Wachstumsreihen (S. 370/371) nicht ohne weiteres verwertbar, da die wirksamen Energiebeträge sehr verschieden sind (cf. Tab. 2 S. 364). Damit ein Vergleich überhaupt ermöglicht wird, muß die Wirkung auf gleiche Energiebeträge bezogen werden. Darum sind die Zahlen der Wachstumsreihen (S. 370/371) mit $\frac{100}{p}$ zu multiplizieren, wo p den prozentischen Wert der Energie des betreffenden Spektralbezirkes (nach Tab. 2) bedeutet.

Hierbei ist Voraussetzung, daß das Wachstum für jede Stelle im Spektrum genau proportional der Energie ist, sich also bei Änderung der Lichtintensität in gleichem Maße ändert.

Es wäre natürlich sehr viel günstiger für meine Versuche gewesen, wäre es mir gelungen, die Farbenfilter von vornherein so aufeinander abzustimmen, daß die Energie der durchgelassenen Strahlen für alle

Lösungen annähernd gleich gewesen wäre. Dies ist nur sicher ohne Änderung des Spektralbezirkes durch rotierende Scheiben mit ausgeschnittenen Sektoren zu erreichen. Derartige Einrichtungen standen mir nicht zu Gebote. Deshalb muß nach Beendigung des Versuches die Umrechnung auf gleiches Energiemaß vorgenommen werden (cf. oben). Die Wachstumsreihen bekommen dadurch folgende Gestalt, die ich in Fig. 3 und 4 graphisch darzustellen versucht habe.

A. Diatomeen.

| Spektral-bezirk | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Wachstum | 7,1 | 24,0 | 66,1 | 34,2 | 34,3 | 116,8 | 93,9 | 87,1 | 78,3 |

B. Grünalge.

| Farbe | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Wachstum | 3,2 | 18,7 | 47,9 | 41,1 | 6,1 | 66,1 | 111,6 | 132,4 | 96,7 |

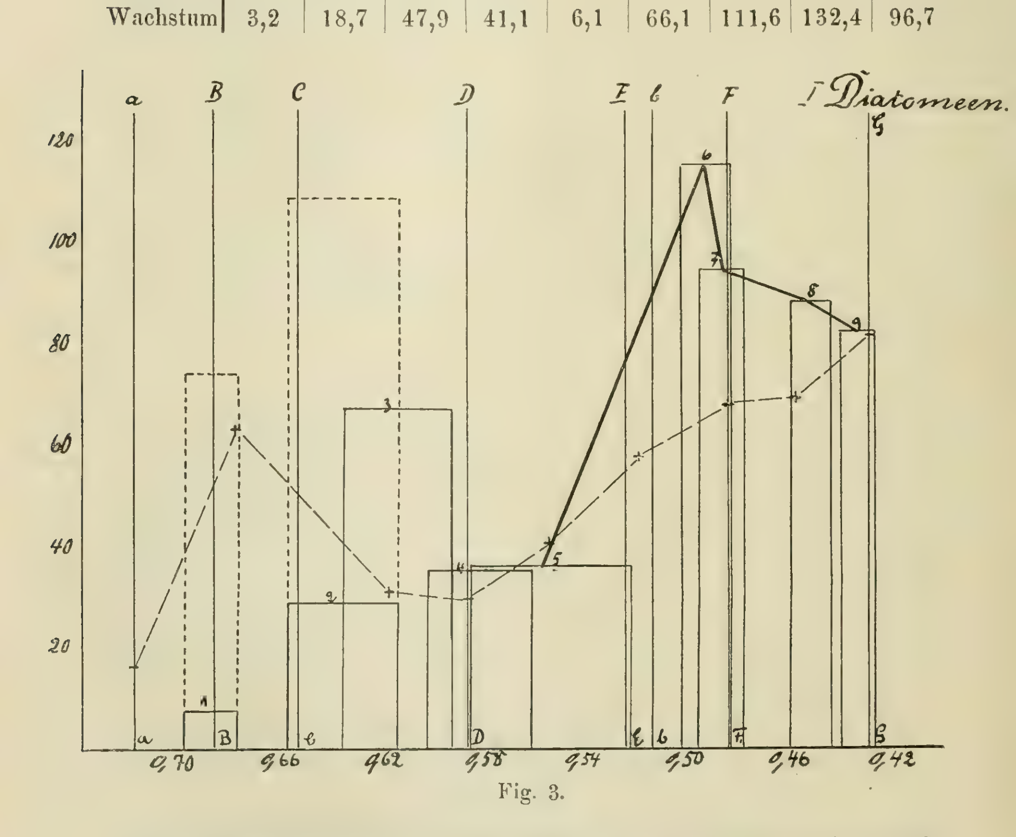



Fig. 3.

Die Wachstumswerte sind in Form von Rechtecken dargestellt, bei denen die Abszisse von dem hellsten Teil des betreffenden Spektral-

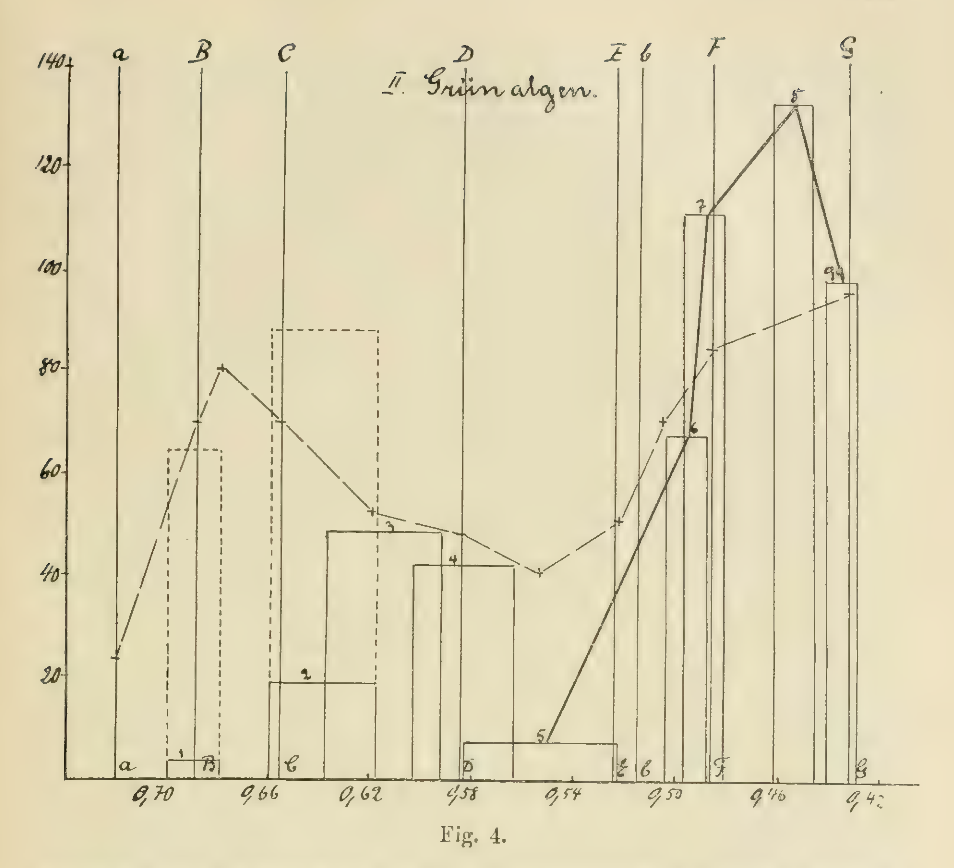



Fig. 4.

bezirkes, die Ordinate von der durch Umrechnung auf gleiches Energiemaß gewonnenen Zahl (S. 372) gebildet wird. Die Stellen für das absolute Minimum der Absorption bei den Filtern 5—9 sind durch eine ausgezogene Linie zu einer Näherungskurve verbunden. Die gestrichelte Linie ist die Wiedergabe der von Engelmann[1]) auf Grund spektrophotometrischer Messungen gewonnenen Absorptionskurve des Lichtes durch die Chromatophorenfarbstoffe von Diatomeen und Grünalgen.

An Stelle des rot-orange Absorptionsbereiches, der in den Spektralbezirken 1 und 2 liegt, wäre ein erstes Maximum zu erwarten. Dieses ist jedoch in beiden Reihen in den Bezirk 3, also nach Orange-gelb verschoben. Tatsächlich liegt aber keine Verschiebung des Maximums vor, sondern die für die Filter 1 und 2 resultierenden Zahlen erscheinen zu gering.

Die Lösung 1, die am besten den roten Absorptionsstreifen enthält, läßt auch noch einen beträchtlichen Teil ultraroter Strahlen durch.

---

[1]) l. c. b. Tafel II, Fig. 1 und 2.

Da liegt der Gedanke nahe, es könne eine Schädigung durch langwelliges Licht eingetreten sein. Wahrscheinlich wird dies dadurch, daß in einem Kulturversuch hinter der Jod-Schwefelkohlenstoffschicht selbst nach monatelanger Frist nicht die mindeste Vermehrung festzustellen war. Bei dem ebenfalls bedeutend zu gering erscheinenden Wert für die Farbe 2, die den rot-orange Absorptionsbezirk in ihren Durchlaßbereich ziemlich vollständig einschließt, kann aber eine Schädigung durch Ultrarot nicht vorliegen. Hier muß ein anderer Faktor für die Kleinheit des Wachstumswertes verantwortlich gemacht werden, der zum Teil auch für das Filter 1 Geltung hat. Wie aus den früher mitgeteilten Energiemessungen hervorgeht, besitzen die Filter 1 und 2 gegenüber allen anderen eine ganz bedeutend gesteigerte Durchlässigkeit für Strahlungsenergie. Deshalb liegt der Gedanke nahe, die obige Voraussetzung eines vollkommenen Parallelismus zwischen Vermehrung und Assimilationsgröße einerseits und der Lichtintensität anderseits bestehe nur zum Teil zu Recht. Wo es sich um geringe Energiemengen und kleine Unterschiede derselben handelt, läßt sich gegen die Annahme jenes Parallelismus nichts einwenden. Bei starker Energiezufuhr kann aber die Steigerung der Vermehrung und Assimilation hinter der Energiezunahme zurückbleiben. Diese Erscheinung, die ich für die geringe Größe jener Zahlen verantwortlich mache, ist zurückzuführen auf ein gewisses Anpassungsvermögen an die den Organismen zusagende Lichtstärke.

Frei bewegliche Diatomeen, die ja nur mit ein oder zwei Chromatophoren ausgestattet sind, vermögen nicht, sich durch Umlagerung derselben dem Lichte anzupassen. Dafür besitzen sie aber in ihrer Bewegungsfähigkeit ein Mittel, auch schwaches Licht sehr gut auszunutzen, indem ihre normale Ruhelage stets die größte Chromatophorenfläche dem Lichte aussetzt.

Dies Verhalten läßt sich leicht demonstrieren durch einen Versuch, den ich, immer mit gleichem Erfolge, wiederholte.

Es wurden einige schräge Röhrchen nahe der Mündung geimpft und dann bis auf eine kleine Öffnung am entgegengesetzten Ende mit schwarzem Karton verhüllt. Sehr bald machte sich eine starke Bewegung nach der Lichtöffnung zu bemerkbar. Zugleich konnte man deutlich das Bestreben wahrnehmen, die Längsachse senkrecht zur Lichtrichtung zu stellen, wodurch ganz charakteristische, bäumchenförmige Wachstumsfiguren entstanden. Sobald sich die Kolonien über die ganze Kulturschicht ausgebreitet hatten, hörte die Bewegung zum Licht hin auf. Bis zu einer gewissen Entfernung von der Lichtöffnung lagen jetzt alle Exemplare senkrecht zum Lichteinfall. Zwischen dieser Stelle und der Lichtöffnung verwischte sich allmählich die Ausrichtung.

Den Gegensatz zu dieser Beobachtung bildet die Einstellung der Längsachse parallel zu den Lichtstrahlen bei zu starker Beleuchtung.

Die Folge dieser Anpassung macht sich bei der Umrechnung auf gleiches Energiemaß dadurch geltend, daß die bei hoher Lichtzufuhr gewonnenen Werte anderen gegenüber zu gering erscheinen. Berücksichtigt man dies, so wird allerdings das erste Maximum auch in meinen Reihen in den Bezirk der Filterfarben 1 und 2 zu verlegen sein. Da mir jedoch jedes objektive Maß dafür fehlt, so muß ich im Folgenden ganz davon abstehen, den Bereich des ersten Maximums mit in die Betrachtungen aufzunehmen. Ich kann also nicht entscheiden, ob für die von mir untersuchten Algen die Assimilation im roten Licht der im blauen gleichkommt. Jedoch sind aus den übrigen Werten der für gleiche Energie berechneten Reihen einige Schlüsse über den Verlauf der Assimilation innerhalb der Absorption im kurzwelligen Ende möglich. Diese erstreckt sich für Diatomeen von Grün bis Violett, also von Filter 6 bis 9, für Grünalgen von Blau bis Violett, also von Filter 7 bis 9.

Für diese Lichtfilter kommt eine verschiedene Ausnützung der Lichtintensität nicht mehr in Frage, da die durchgelassene Energie bei allen sehr gering ist. Würde sie dennoch ein wenig Bedeutung haben, so würde der Verlauf der Kurve nur um ein Geringes zu flach erscheinen, also die folgenden Ausführungen nicht stören.

Aus den mitgeteilten Werten geht hervor, daß bei gleicher Energieverteilung das Wachstum, mithin notwendig auch die Assimilation, innerhalb der Absorption im kurzwelligen Teil des Spektrums nicht überall die gleiche Höhe aufweist. Es befindet sich für Diatomeen im Blaugrün, etwa zwischen den Fraunhoferschen Linien C und F, für Grünalgen im Blau zwischen F und G ein Maximum. Von diesen Stellen aus nach Violett zu sinkt in beiden Fällen trotz gleicher Energie die Vermehrung und die Assimilation. Dieses Sinken der Assimilation ist nicht darauf zurückzuführen, daß etwa die Absorption auch in gleicher Richtung sinkt, denn nach den Messungen Engelmanns[1]) steigt die Absorption für Diatomeen und Grünalgen von Blau nach Violett. Es bleibt also nur die Annahme, daß bei der Assimilation neben der Energie auch die Wellenlänge des Lichtes einen bestimmenden Einfluß hat.

Dies widerspricht nicht ohne weiteres den Beobachtungen Kniep und Minders[2]), die bei gleicher Energie für Blau und Rot gleiche Assimilation fanden. Es kann sehr wohl innerhalb desselben Absorptionsstreifens Unterschiede in der Assimilation geben.

---

[1]) l. c. b. S. 91. [2]) l. c. S. 646.

Kniep und Minder[1]) gaben zu, daß unter Umständen die Ausdehnung des Spektralbezirkes, in dem beobachtet wird, eine große Rolle spielen kann. Dies könnten sie aber außer Acht lassen[2]), da die Bezirke der von ihren roten und blauen Scheiben durchgelassenen Strahlen annähernd gleich groß wären. Die qualitative Untersuchung ihrer Lichtfilter führte zu folgendem Ergebnis[3]):

Die Rotscheibe läßt durch: Licht von $\lambda = 608\ \mu\mu$ bis Ultrarot. Die Blauscheibe läßt durch: Licht von $\lambda = 523{,}8\ \mu\mu$ bis Ultraviolett, außerdem einen schwachen Streifen zwischen D und F und einen ganz schwachen bei B.

Sieht man von diesen beiden schwachen Streifen ab, so ist die Ausdehnung der Spektralbezirke beider Gläser im sichtbaren Spektrum ziemlich gleich. Tatsächlich ist aber bei ihnen ein großer Unterschied in der Einwirkung auf die Pflanze vorhanden, denn in erster Linie kommt es nicht auf die von den Lichtfiltern durchgelassenen Strahlen an, sondern nur auf den Teil derselben, der auch tatsächlich von den Chromatophorenfarbstoffen absorbiert wird. Demnach erstreckt sich in den Kniep-Minderschen Versuchen die Wirkung der blauen Strahlen über einen bedeutend größeren Spektralbezirk als die der roten, da von den durch die Rotscheibe dringenden Strahlen nur der kleinere Teil assimilitorisch wirksam ist, während alle durch die Blauscheibe gehenden Strahlen von der Pflanze absorbiert werden.

Infolgedessen müßte man aus den Kniep-Minderschen Versuchen schließen, daß den roten Strahlen ein bedeutend höherer assimilatorischer Wert zukommt als den blauen. Es kann also aus ihren Versuchen nicht geschlossen werden, daß die Energie des Lichtes das ausschlaggebende Moment bei der Assimilation ist.

In jüngster Zeit (Januar 1911) hat Lubimenko[4]) schon auf diesen Unterschied der Spektralbezirke in der Kniep-Minderschen Arbeit hingewiesen, ohne jedoch die nötigen Konsequenzen daraus zu ziehen.

Dieser Faktor kann aber vorläufig noch nicht rechnerisch voll verwertet werden, denn es fehlen bis jetzt noch genaue Energiemessungen für die Absorptionsspektra der Chromatophorenfarbstoffe Für die Ausführungen, die ich über die für die Absorption im brechbareren Teil des Spektrums gefundenen Assimilationswerte machte, kommt jenes Moment weniger in Frage, da der ganze blaue Teil von Grünalgen wie Diatomeen relativ gleichmäßig ausgelöscht wird, und innerhalb dieses absorbierten Bezirkes die einzelnen Filterbereiche auch noch annähernd gleiche Ausdehnung haben.

[1]) l. c. S. 648. [2]) l. c. S. 648. [3]) l. c. S. 633, Tabelle S. 635.

[4]) W. Lubimenko, L'assimilation chlorophyllienne et la production de la substance sèche à la lumière blanche et à la lumière colorée, S. 2.

## IV. Zusammenfassung der Resultate.

Um noch einmal kurz die Resultate meiner Arbeit zusammenzufassen: Es existieren sowohl für Diatomeen als auch für grüne Algen zwei Assimilationsmaxima; das erste liegt im roten Licht, das zweite für Diatomeen im Blaugrün, für grüne Algen im Blau. Die Höhe der Assimilation in rotem und blauem Licht kann ich nicht vergleichen. Innerhalb der Absorption im blau-violetten Teil des Spektrums findet jedoch für beide Algenarten, auch bei gleicher Energiezufuhr, ein Sinken der Assimilation vom Maximum aus nach dem violetten Ende zu statt. Es hat also neben der Strahlungsenergie auch die Wellenlänge des Lichtes einen bestimmenden Einfluß auf die Assimilationsgröße.

---

## Figurenerklärung zu Tafel IV.

Fig. 1. Acht Diatomeenkolonien von 2—3 Wochen Alter. In den Röhrchen 1—4 ist die charakteristische Kolonienform bei Peptonzusatz, in den Röhrchen 5—8 die bei Asparaginzusatz deutlich zu erkennen.

Fig. 2. ca. 20fache Vergrößerung. Der dunkle Fleck in der Mitte ist eine Bakterienkolonie, in die große Mengen von Diatomeen radial eindringen. In einiger Entfernung von der Kolonie ist die Richtung der meisten Diatomeen tangential.

Fig. 3. Zonenförmiges Wachstum der Diatomeen. Die beiden kleinen Kreise, seitwärts, sind Luftblasen in der Agarschicht. Größe 1 : 1.

Fig. 4. Junge, schleimabsondernde Diatomeenkolonie. Die größte Menge der Diatomeen drängt sich in dichten Massen keilförmig auf das freie Substrat hinaus.

Fig. 5 und 6. Der Rand zweier derartiger Kolonien. Vergrößerung 1 : 16.

Fig. 7. Die Spitze einer Schleimstraße bei 160facher Vergrößerung. Der Schleim sieht heller aus als die Agarschicht und ist gegen diese durch eine dunkle Linie abgegrenzt.

## Literaturnachweis.

J. Askenasy, Beiträge zur Kenntnis des Chorophylls und einiger dasselbe begleitender Farbstoffe. Botanische Zeitung. 1867. S. 225—238.

E. Detlefsen, Die Lichtabsorption in assimilierenden Blättern. 1888. Würzburger Arbeiten III, S. 534—552.

Th. W. Engelmann, a) Farbe und Assimilation. Botanische Zeitung. 1883. I—II, S. 1—29.

— b) Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Botanische Zeitung. 1884. VI—VII, S. 81—105.

V. Gallemaerts, De la zonation des cultures de champignons. Brüssel. 1910. Recueil de l'Institut botanique Léo Errera. VIII, S. 213—223.

K. Hoffmann, Wachstumsverhältnisse einiger holzzerstörender Pilze. Dissertation Königsberg. 1910.

G. Karsten, Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissensch. Meeresuntersuchungen. Bd. 4. 1899.

— Über farblose Diatomeen. Flora 1901. Ergänzungsband. Bd. 89, S. 404—433.

H. Kniep und F. Minder, Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. 1909. Zeitschrift für Botanik. I. 10, S. 619—650.

W. Lubimenko, L'Assimilation chlorophyllienne et la production de la substance sèche à la lumière blanche et à la lumière colorée. Revue générale de botanique 1911. XXIII, S. 1—14.

O. Müller, Die Zellhaut und das Gesetz der Zellteilungsfolge von Melosira arenaria Moore. Pringsheims Jahrbücher. XIV, S. 231—290. 1884.

H. Nebelung, Spektroskopische Untersuchung der Farbstoffe einiger Süßwasseralgen. Botanische Zeitung. 1878. S. 369—423.

O. Richter, a) Reinkulturen von Diatomeen. 1903. Berichte der deutschen Bot. Gesellschaft. XXI. 8. S. 493—506.

— b) Zur Physiologie der Diatomeen. Mitteilung I—III. 1906, 1909. Sitzungsbericht des Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien.

— Die Ernährung der Algen. 1911. Leipzig. Intern. Revue der ges. Hydrobiologie etc. Bd. 2. CXV. I. S. 27—119.

F. Schütt, Über Peridineenfarbstoffe. Berichte der deutschen Bot. Gesellschaft. 1890. S. 9—32.

G. Senn, Die Gestalt und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. 1908. Jena.

E. Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht. 1906. Naturwissensch. Wochenschrift. V, XXI, 19.

— Zur Biologie des Chlorophylls. 1909. Jena.

# Die Entstehung der elementaren Arten von Erophila verna.

Von **Felix Rosen.**

(Mit Tafel V—VIII.)

Das letzte Jahrzehnt hat uns in einer Reihe bewundernswerter Arbeiten, anknüpfend an Gregor Mendels spät gewürdigte Entdeckungen, Gesetzmäßigkeiten in den Erscheinungen der Vererbung kennen gelehrt, die das Interesse der Zoologen und Botaniker, der reinen Wissenschaft und ihrer praktischen Verwertung in gleichem Maße fesseln, und in der Geschichte der biologischen Forschung wird diese Periode mit Recht die der Mendelschen Lehre heißen. Auch das Untersuchungsmaterial, über welches ich hier berichten will, forderte zur Prüfung nach den neugewonnenen Methoden heraus, aber das Ziel, das mir vorschwebte, war doch nicht dasselbe, wie das der Mehrzahl verwandter Arbeiten. Was ich ermitteln wollte, war, ob wohl gewisse in der Natur zu beobachtende konstante Sippen, elementare oder Kleinspezies, in genetischem Zusammenhange miteinander stehen könnten; wenn diese Frage mit einem Ja zu beantworten wäre, so schien mir der Gewinn für die Deszendenztheorie groß genug, daß man sich vorläufig mit der bloßen Tatsache begnügen und die Ergründung der Bildungsgesetze für neue Kleinspezies auf spätere Zeit verschieben könnte. — —

Die Hungerblümchen, Formen der Erophila (Draba) verna, sind seit langem die klassischen Beispiele für Kleinspezies. Ursprünglich von Alexis Jordan, einem überzeugten Anhänger der Schöpfungslehre, als Beweismaterial gegen die Deszendenztheorie ins Feld geführt, dienten sie späteren Autoren, die bereits vollständig auf dem Boden der neuen Lehre standen, zum Aufbau ihrer Anschauungen über die Speziesbildung. So verwendete sie, um nur ein neueres Werk zu nennen, H. de Vries in seinen Vorlesungen über „Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation“ (Berlin, 1906). Der Autor wirft hier auch die uns interessierende Frage auf, wie die

elementaren Spezies der Erophila entstanden sein mögen. Die Antwort, welche nur den Wert einer — begründeten — Vermutung beansprucht, geht dahin, daß wahrscheinlich an einem Ort des südlichen Mitteleuropa die urspründlich einheitliche Art eine Schar oder einen Schwarm neuer Typen hervorgebracht habe. „Von da müssen sie sich über Europa ausgebreitet haben, aber ob sie, während dies geschah, konstant blieben, oder ob einige oder viele von ihnen wiederholt spezifischen Mutationen unterworfen gewesen sind, ist natürlich unbekannt." Jedenfalls folge aus ihrer heutigen Verteilung, daß die elementaren Arten der Erophila als alte und konstante Typen betrachtet werden müßten[1]).

Man sieht, de Vries denkt sich die Kleinspezies der Erophila entstanden als das Ergebnis einer oder mehrerer Mutationsperioden, die zeitlich weit zurückliegen. Bestimmend für ihn waren offenbar seine Entdeckungen über die Mutation von Oenothera-Arten.

Die Frage nach der Entstehung der Erophila-Kleinspezies hatte ich lange Jahre vorher schon erörtert, gestützt auf Beobachtungen am natürlichen Standort und mehrjährige Kulturen[2]). Ich hatte gezeigt, daß ihre Variabilität — wir würden jetzt mit de Vries sagen, ihre Fluktuation, an sich gering ist, und daß sie kaum als Ausgang für die Kleinspeziesbildung in Anspruch genommen werden kann. Auch die Naturzüchtung durch Akkumulation und Auslese, die zur Entstehungszeit meiner Arbeit viele Anhänger hatte, kam offenbar nicht in Frage; das ergaben namentlich die Beobachtungen natürlicher Vorkommen von Erophila, ein Punkt, der unten nochmals zu erörtern sein wird. Möglich schien mir dagegen, daß wenigstens einige der Formen hybriden Ursprunges seien, aber meine hierüber eingeleiteten Untersuchungen mußten, noch ehe sie ein Resultat ergeben hatten, aus anderen Gründen abgebrochen werden. Keinenfalls glaubte ich diesem Faktor eine große Bedeutung beimessen zu dürfen. So kam ich zu dem Schluß, daß die Aufspaltung der Hungerblümchen in konstante Kleinspezies ein von den uns kenntlichen äußeren Faktoren unabhängiger Prozeß sei, der im letzten Grunde eine Eigenschaft der Erophila selbst sein, ein Prozeß, der sich an vielen Standorten der Gattung selbständig abgespielt haben müsse. Es waren also, nach der heutigen Ausdrucksweise, Mutationen und Mutationsperioden, die ich annahm, grade, wie de Vries später meine Beobachtungen gedeutet hat.

Aber eben diese Annahme schien mir im Laufe der Jahre, während derer ich das Problem nie ganz aus dem Auge verlor, immer mehr

---

[1]) l. c. S. 32—33.

[2]) F. Rosen, Systematische und biologische Beobachtungen über Erophila verna; Botanische Zeitung 1889, S. 556.

einer Nachprüfung zu bedürfen. Ich lernte neue Standorte für Erophila-Kleinspezies kennen und sah, daß überall, wo die Bedingungen zu reichlicher Entwickelung dieser kleinen Frühlingspflanzen gegeben sind, einige einander sehr ähnliche, jedoch wohlunterscheidbare Kleinspezies herrschend auftreten und dazwischen Vertreter ganz anderer Typen, die also an dem Standort gleichfalls angepaßt sein müssen. Das war freilich nichts neues; das hatte ich schon in meiner Arbeit von 1889 beschrieben, und der eigentliche Entdecker der Kleinspezies, Alexis Jordan, hatte die Erscheinung für Erophila und andere Arten mit elementaren Spezies festgestellt und in einer besonderen Schrift ausführlich gewürdigt[1]). Aber die Beobachtung, daß Erophila-Standorte häufig eine ganze Anzahl äußerst ähnlicher, also vermutlich allernächst verwandter Formen tragen, die man an anderen Standorten nicht wiederfindet, schien doch darauf hinzudeuten, das eben diese Bestände aus Mutationen am Ort selbst entstanden und noch nicht durch die natürliche Verbreitung in alle Winde zerstreut seien; mit anderen Worten: daß die lokalen Mutationsperioden für Erophila weder sehr selten sein, noch für Einzelfälle sehr weit zurückliegen könnten. Dabei nahm ich nicht, wie de Vries (l. c.), Anstoß an der Konstanz der in Kulturen darauf geprüften Kleinspezies. So lange wir überhaupt nicht wissen, nach welchen Gesetzen die Mutanten abgeändert werden, liegt ja auch kein zwingender Grund vor zu leugnen, daß die Abänderungen selbst sofort definitiv sein können, auch wenn die Beobachtung lehren sollte, daß sie hier oder dort nicht definitiv waren, sondern noch Rückschläge oder neue progressive Mutationen zur Folge hatten.

Nachdem es de Vries gelungen war, eine Pflanzensippe inmitten ihrer Mutationsperiode zu finden, schienen mir die angegebenen Gründe genügend, grade bei Erophila nach entsprechendem zu suchen, und wäre es nur, um mich nochmals von dem Nichtvorkommen von Mutationen bei Erophila zu überzeugen.

Ein anderer Punkt bedurfte weiter der Aufklärung. Im Gegensatz zu Jordan hatte ich die mir bekannt gewordenen Erophila-Formen für ungleichwertig angesehen. Die meisten schienen mir so wohl umgrenzt, so gut charakterisiert, daß ich an ihrer Speziesnatur nicht zweifeln konnte. Aber andere machten bei dem Versuch der Unterscheidung große Schwierigkeiten, teils weil sie einander allzuähnlich waren, sodaß sich unterscheidende Merkmale nicht angeben ließen und die ganze Differenz in undefinierbaren Zügen des Gesamthabitus

---

[1]) A. Jordan, Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines. Lyon, 1875. Vgl. auch Nägeli, Gesellschaftliches Entstehen neuer Spezies 1873.

lag, teils, weil sie in den aufeinanderfolgenden Generationen nicht ganz das gleiche Bild zu bieten schienen. Solche Formen hatte ich in meiner Arbeit als Varietäten angesprochen, ohne jedoch über ihre Natur ins Reine gekommen zu sein.

Endlich hatte ich den Wunsch, die Frage der Erophila-Bastarde wieder aufzunehmen und sie nun auch nach den modernen Gesichtspunkten zu bearbeiten, die sich aus der Mendelschen Lehre ergeben haben.

Anfang April 1907 holte ich von einem sandigkiesigen Fleck an der „Alten Oder" bei Breslau sieben Proben eben aufgeblühter Erophila herein und setzte sie in Töpfe. Eine von ihnen ging ohne reifen Samen ein, eine zweite erwies sich als Kummerform einer anderen, sodaß mir fünf Sorten blieben, die nun dauernd in Kultur gehalten wurden. Sie sind sämtlich kleine und schmalblättrige Arten, die, soweit ich weiß, zu Beginn des Frühlings überall vorherrschen. Von diesen fünf Arten gehören drei zu dem gleichen Typus; die beiden anderen stehen jenen und einander ferner.

Drei Wochen später fand ich auf einem nur wenige Quadratmeter großen Sandfleck zwischen den Pirschamer Oderwiesen bei Breslau viele Tausend Hungerblümchen in Blüte. Obwohl sie alle die gleiche Tracht hatten: relativ üppigen Wuchs, breite, grobgezähnte Blätter, hohe Infloreszenzen und große Blüten, waren unter ihnen doch unschwer drei Sorten zu erkennen, von welchen einige Exemplare mitgenommen und eingetopft wurden. Zwei von ihnen standen einander wieder sehr nahe; die dritte wich durch mehr graugrüne, stärker behaarte Blätter ab. Endlich fand ich Anfang Juni desselben Jahres an einer dritten Stelle der Oderniederung bei Breslau (Weidenhof) eine Erophila im Verblühen und zum Teil schon mit reifen Samen. Sie fiel mir durch ihre späte Entwickelungszeit auf; die übrigen Arten waren damals bereits verschwunden. Auch diese Form wurde in Kultur genommen.

Da es nicht meine Absicht war, den gesamten, vermutlich viel reicheren Bestand der Breslauer Oderniederung an Erophila-Arten kennen zu lernen, so begnügte ich mich mit den gewonnenen neun Arten, die ja schon zur Genüge zeigten, daß auch der Osten Deutschlands an geeigneten Orten viele Erophila-Kleinspezies birgt. Es liegt keinerlei Grund zu der Annahme vor, daß wir es mit Einwanderern aus dem Südwesten zu tun haben; ja, der Umstand, daß an den beiden Stellen, die überhaupt mehr als eine Sorte trugen, wiederum einander sehr ähnliche Vertreter je eines Typus gefunden wurden, — dasselbe Resultat, das Jordan bei Lyon, de Bary und ich in Südwestdeutschland erhalten hatten, — spricht für die Entstehung am

Fundort. Zudem konnte keine der Breslauer Formen mit den mir wohlbekannten Arten identifiziert werden, die ich ehedem in Straßburg in Kultur gehabt hatte; ebensowenig gelang die Bestimmung nach den Beschreibungen und Abbildungen Jordans. Ich bezeichnete die Sorten mit Nummern, für welche ich erst zu Zwecken der Veröffentlichung Namen, als anschaulicher, substituierte; daß diese nicht den Anspruch erheben, den Forderungen der Nomenklaturregeln zu genügen, sei einstweilen nur gesagt, und erst später begründet.

Die neun Breslauer Arten wurden bisher in vier Generationen aus Samen gezogen (1908—11); zum Teil wurden sie in reinen Stämmen gehalten, zum Teil wurden die Samen verschiedener Exemplare der gleichen Art promiscue eingesammelt und ausgesäet. Das Resultat war genau dasselbe: alle Aussaaten ergaben, bei Innehaltung gleicher Kulturbedingungen, die vollständigste Konformität (vgl. die photographischen Ausschnitte aus Topfkulturen auf Tafel V, Fig. 1—4). Von Mutationen wurde wieder durchaus nichts bemerkt, obwohl nun meine Aufmerksamkeit diesem Punkt besonders gewidmet war.

Es zeigte sich aber, daß gewisse Vorsichtsmaßregeln geboten sind, wenn die Kulturen einwandfrei sein sollen. Da die Samen der Erophila sehr zahlreich und sehr klein sind, so mußte mit der Möglichkeit ihrer Verschleppung gerechnet werden. Versuche ergaben, daß die Aussaat nicht mit den Fingern gemacht werden darf, da die Samen bei ihrer Kleinheit an diesen hängen bleiben können. Solange die Keimlinge nicht festgewurzelt sind, können sie beim Begießen mit der Brause mit spritzendem Wasser auf daneben stehende Töpfe verschleppt werden; dieser Fall wurde zweimal beobachtet. Später wurden daher die Kulturen sortenweise in Gruppen gestellt oder mit einer Flasche begossen. Da aber auch die benutzte Erde schon Erophila-Samen enthalten konnte, besonders nachdem an denselben Orten schon wiederholt Hungerblümchen kultiviert worden waren, so erwies es sich als notwendig, die zur Aussaat mit Erde beschickten Töpfe im Autoklaven zu sterilisieren. Der Erfolg dieser Maßnahme zeigte sich darin, daß kein Unkrautsamen aufging; also dürften auch etwa vorhandene Erophila-Samen getötet worden sein. Durch Verschleppung mit der Erde schienen in einem Fall zwei unrechte Exemplare aufgekommen zu sein, doch konnte ich darüber keine volle Gewißheit gewinnen. Als vorteilhaft erwies es sich, die Keimpflänzchen zu 5—20 in größere Töpfe oder, noch besser, Schalen zu piquieren. Um aber hierbei eine unbeabsichtigte Auslese, etwa der stärksten oder der zuerst entwickelten Pflanzen zu vermeiden, wurde, wo irgend möglich, der ganze Satz der Keimlinge piquiert und das Überflüssige erst später entfernt, nachdem sich etwaige Mutationen schon hätten

kenntlich machen müssen. Die Keimlinge wurden beim Piquieren stets in bestimmter Ordnung gepflanzt, damit sich etwaige Eindringlinge schon durch ihre Stellung verraten mußten.

Wie bei jedem anderen physiologischen Versuch, so war es auch hier nötig, für größte Gleichmäßigkeit und gute Durchlüftung des Bodens zu sorgen. Eine fein gesiebte Mischung von zwei Teilen alter Komposterde mit einem Teil Sand erwies sich als geeignet zur Erzielung exakt vergleichbarer Versuchspflanzen; auf magerem Boden neigt Erophila bekanntlich zur Bildung von Kümmerlingen, an welchen wenig zu sehen ist, und auf fettem, lehmreichem Erdreich ist der Wuchs einzelner Pflanzen allzu üppig, während andere unterdrückt werden.

Von nicht minder großem Einfluß auf die heranwachsenden Hungerblümchen ist das Licht. Sie gedeihen sowohl bei großer Lichtintensität



Fig. 1. Zwei gleichalterige Exemplare von Erophila chlorina, rechts im Licht, links im Halbschatten erzogen. Mit dem Zeichenapparat entworfen. Vergr. 3 : 1.

wie im Schatten, aber sie sehen an beiden Orten so verschieden aus, daß es oft durchaus unmöglich ist, die Artgleichen zu erkennen. Höhere Lichtintensität gibt, wie zu erwarten, kleinere, gedrungenere Pflanzen, bei einigen Arten aber auch sehr auffallend breitere und mehr graugrüne Blätter. Auch die manchen Erophila-Arten eigenen Pigmentflecke an der Basis der Blattlamina zeigen sich nur an hellen Standorten. Unsere Figur 1 gibt die mit dem Zeichenprisma reproduzierten Konturen zweier Exemplare von E. chlorina, die zwei im gleichen Gewächshaus nebeneinander gezogenen und topfweise konformen Sätzen entnommen sind; die breitblättrigen Pflänzchen waren hinter einer blanken, die schmalblättrigen hinter einer leicht mattierten Fensterscheibe erwachsen.

Da das Längen-Breiten-Verhältnis der Blätter eines der besten Merkmale zur Unterscheidung von Erophila-Kleinspezies ist, so erweist es sich als nötig, die Versuchspflanzen unter möglichst gleichmäßiger Beleuchtung zu ziehen. Das ist natürlich im Freien leichter als in einem Gewächshaus, und so zog ich die Generation von 1910 im Garten auf Pflanzenwagen, die bei schlechtem Wetter auf Schienen in ein großes Vegetationshaus gefahren werden konnten. Doch gab ich diese Methode wieder auf, als sich zeigte, daß die unsere Arten unterscheidenden Merkmale im gedämpften Licht und der feuchteren Luft eines Gewächshauses weit charakteristischer ausgebildet werden, als im Freien. Die Blätter werden größer, ihre Zahnung ausgeprägter, die Behaarung differenzierter; kurz, eine gewisse Herabminderung der Licht- und Feuchtigkeitsschwankungen wirkt auf Erophila wie ein Sensibilisator, der die feinsten Nuancen deutlich macht, während die Verhältnisse draußen mit ihren im Frühjahr weiten Extremen einen nivellierenden Einfluß haben.

Die in der angegebenen Weise sensibilisierten Pflanzen reagieren freilich auch auf unmittelbare Reizungen sehr stark, und das kann für unsere Vergleiche recht störend werden. Doch läßt sich diese Schwierigkeit leicht überwinden, wenn man, was ja bei so kleinen Pflanzen möglich ist, stets mehrere Exemplare in einem Kulturgefäß vereint zieht. Die Artgleichen geben hier die vollkommenste Uniformität.

Es ist zuvor erwähnt worden, daß die zu meinen Versuchen dienenden Kleinspezies im gleichen Jahr, aber mit nicht unerheblichen Zeitintervallen eingesammelt worden waren. In ihrer Blütezeit hatten sie im Freien eine Differenz von 5—7 Wochen gezeigt. Nun will das bei kleinen, dem Boden angepaßten Frühlingspflanzen nicht viel besagen, da sie ja unzweifelhaft von den Zufälligkeiten, die hier beim Abtrocknen der Winternässe und der Erwärmung des Erdreiches mitspielen, stark abhängig sein müssen. Für Erophila kommt hinzu, daß sie oft die Möglichkeit findet, bereits im Herbst zu keinem, den Winter mit einer kleinen Blattrosette zu überdauern und sehr zeitig im Frühjahr zu blühen, während andere Samen erst nach der Schneeschmelze keimen. Da es aber für die vorliegende Untersuchung darauf ankam, etwa vorhandene biologische Verschiedenheiten der Erophila-Arten zu ermitteln, um zu prüfen, ob sie Bedeutung für die Speziesbildung haben könnten, so wurden die Entwickelungszeiten der in Kultur genommenen Arten registriert. Erfolgten die Aussaaten am gleichen Tag und unter möglichst gleichen Bedingungen, so wurden die Keimlinge der 8 frühblühenden Sorten gleichzeitig, je nach der herrschenden Temperatur, am 10.—14. Tage sichtbar; die letzte, erst im Juni eingesammelte — ich nenne sie E. tarda — brauchte 2—3 Tage mehr. Dabei war es gleichgültig, ob die Aussaaten Anfang Januar

im Kalthaus oder im März oder gar im Mai eines warmen Jahres im Freien gemacht wurden. Offenbar hat also auch die späte E. tarda kein merklich höheres Wärmebedürfnis als die anderen Arten und bedarf nur zu ihrer Keimung längerer Zeit. Für den Beginn der Entwickelung im Freien sind, soweit dabei Verschiedenheiten zutage treten, die Zufälligkeiten des Standortes und der Witterung von größerer Bedeutung oder gar allein ausschlaggebend.

Das weitere Wachstum ist zunächst bei allen Sorten sehr langsam; erst vier Wochen nach der Aussaat erkennt man deutliche Unterschiede. Die schmalblättrigen frühen Arten haben schon mehrere kleine Blätter, die breitblättrigen, späteren wenige, aber größere; nur E. tarda ist noch ganz winzig. (Vgl. Fig. 2.) Das Wachstum bleibt gering, bis die erste, die Achse abschließende Infloreszenz angelegt ist; dann erfolgt, genügende Wärme vorausgesetzt, die Streckung des Schaftes und die Anlage der axillären Infloreszenzen recht rasch.

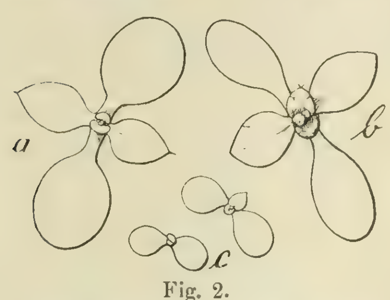



Fig. 2.
Keimlinge, 30 Tage nach der Aussaat. a) Erophila stricta, großblättrige, mittelfrühe Art; b) E. stelligera, mittelblättrige, frühe Art; c) E. tarda, kleinblättrige, späte Art. Vergr. 4 : 1.

Die Blütezeit fiel in den verschiedenen Jahren je nach dem Termin der Aussaat, der Witterung und sonstigen Bedingungen in die zweite Hälfte des März bis in den Juni. Ich gebe daher nur das Verhältnis der Aufblühzeiten, derart berechnet, daß die Tage vom ersten Aufblühen einer Erophila an jahrweise gezählt wurden. So ergaben sich in den bisherigen vier Versuchsjahren die folgenden Termine.

| Art . . . . . . . blühte am wievielten Tage? | 1908 | 1909 | 1910 | 1911[1] | im Durchschnitt: |
|---|---|---|---|---|---|
| E. inconspicua | 5 | 7[2] | 5 | 3 | 5[2] |
| radians | 4 | 1 | 5 | 4 | 3,50 |
| patens | 5 | 1 | 5 | 1 | 3 |
| chlorina | 10[2] | 3 | 3 | 2 | 4,50[2] |
| stelligera | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| stricta | 9 | 9 | 8 | 3 | 7,25 |
| cochleata | 8 | 7 | 9 | 3 | 6,75 |
| elata | 11 | 8 | 10 | 4 | 8,25 |
| tarda | 17 | 19 | 14 | 7 | 14,25 |

[1]) In diesem Jahre fiel das Aufblühen zusammen mit dem Übergang von ungewöhnlich kaltem zu übernormal warmem Wetter; daher eine erhebliche Verringerung der Differenzen.

[2]) Die Arten mit kleinen kreuzförmigen Blüten sind an trüben Tagen außerstande aufzublühen (s. unten), daher hier verspätete Termine.

In der vorstehenden Tabelle sind die Arten so, wie sie im Freien Anfang April, Ende April und Anfang Juni gefunden worden waren, gruppenweise zusammengefaßt. Für die erste Gruppe ergibt sich als Gesamtmittel 3,4, für die zweite 7,42, für die einzige Art der dritten Gruppe 14,25. Es zeigen sich also die Unterschiede in der Blütezeit zwar wieder, aber erheblich verringert. Hier wirken die Kulturbedingungen nivellierend, da sie Extreme der Temperatur und der Trockenheit ausschalten.

Das Aufblühen erfolgt bei Erophila nur morgens und bei guter Beleuchtung. Die untersuchten Arten machen hier aber bezüglich der Lichtintensität verschiedene Ansprüche; diejenigen mit großen Blütenblättern, die, einmal entfaltet, im Kelch keinen Platz mehr haben, öffnen sich auch bei schwächerem Licht, während die kleinblütigen Arten bei gleicher Beleuchtung geschlossen bleiben. Dies gilt besonders für die Erophilae mit kreuzförmigen Blüten, d. h. Arten mit schmalen und wenig spreizenden Blütenblättern, z. B. E. chlorina und inconspicua, jedoch auch die mit breiten, aber kurzen Kronblättern versehene E. tarda bedarf zum Öffnen ihrer Blüten einer kräftigen Besonnung, die sie im Freien bei ihrer späten, fast sommerlichen Blütezeit wohl immer finden wird, während sie in Hauskulturen oft kleistogam wird.

Die Hungerblümchen sind bekanntlich vollständig autofertil, und dies ist für sie sehr bedeutungsvoll, da sie trotz entwickelter Nektarien nur selten von pollenübertragenden Insekten besucht werden. Die Staubbeutel stehen in der aufrechten, reifen Knospe etwas höher als die Narbe. Da sich die Antheren nach innen öffnen, so wird meist schon vor dem Aufblühen etwas Pollen auf die randständigen Narbenpapillen fallen. Wenn sich gegen Mittag die Blüte wieder schließt, so hat die Narbe die Höhe der Antheren erreicht oder überschritten. Die Kronblätter, welche in der offenen Blüte fast um 90% nach außen gebogen waren, strecken sich grade und legen sich dem Fruchtknoten an. Hierdurch können die Staubbeutel der Narbe unmittelbar angepreßt werden, erreichen sie aber nicht mehr die Höhe der Narbe, so kommt natürlich keine Selbstbestäubung zustande, falls die Blüte in ihrer aufrechten Stellung verbleibt. Einige unserer Kleinspezies zeigen aber die Eigentümlichkeit, daß die Blüten sich während des Schließens neigen. Sehr ausgesprochen ist diese Erscheinung nur bei einer der Versuchsarten, der großblütigen E. cochleata, und einigen ihrer Bastarde. Die Umstellung erfolgt hier in 20—50 Minuten und bringt die vorher — bei allseitiger Beleuchtung oder Oberlicht — genau nach oben gerichtete Blüte durch Krümmung in der mittleren Partie des Blütenstieles in die Vertikalstellung nach unten. An hellen Tagen beginnen die Blüten ihre Bewegung gegen $12^h$,30, an trüben

führen sie sie unregelmäßig oder garnicht aus. Während der Nacht erfolgt die Wiederaufrichtung, doch meist nur etwa zur Horizontalen. Ist die Befruchtung eingetreten, so fallen inzwischen schon Kelch- und Kronblätter ab. Die reizphysiologische Prüfung der für E. cochleata sehr charakteristischen Blütenbewegung steht noch aus; mir fehlten zur geeigneten Zeit immer Muße und Material sie durchzuführen. Wohl alle Erophila-Arten besitzen noch eine zweite Nutationsbewegung, welche erst nach der Entwickelung der ersten Blüten beginnt und den ganzen oberen Teil der Traubenachse mit den jüngsten Blüten und den Knospen betrifft. Die einzelnen Blütenstiele gelangen hierbei unter geringer eigener Bewegung in die Vertikalstellung nach unten. Auch diese Nutation setzt nachmittags ein; die Aufrichtung erfolgt morgens, je nach der Jahreszeit, zwischen 7 und 9 Uhr, an trüben Tagen unterbleibt sie oft ganz. Biologisch präsentiert sich die Erscheinung als die Einnahme einer Schutzstellung gegen Regen, Tau und Wärmeausstrahlung.

Wie die Bestäubung in geschlossenbleibenden Blüten erfolgt und unter welchen Umständen sie hier ausbleiben kann, habe ich schon früher beschrieben[1]).

In Bezug auf das Reifen der Samen und die natürlichen Aussaateinrichtungen konnte ich bei den untersuchten Arten keine Unterschiede finden.

Es ergibt sich also, daß auch bei besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit nur minimale biologische Verschiedenheiten zwischen den geprüften Erophila-Kleinspezies festgestellt werden konnten. Und da die am gleichen Ort miteinander gedeihenden Sorten solche Unterschiede zeigen können, — so ist E. stelligera beim Aufblühen wenig, ihre Standortsgenossin E. chlorina sehr lichtbedürftig, — so sehe ich keinen Grund, etwa vorhandene biologische Differenzen resp. einseitige Anpassungen als für die Artspaltung bei Erophila wirksam anzuerkennen. Schon in meiner ersten Veröffentlichung hatte ich mit ähnlichen Argumenten die Naturzüchtung durch Auslese für die Speziesbildung unseres Objektes ausgeschlossen[2]).

Unter den zahlreichen Versuchspflanzen, die ich unter Händen hatte, kamen auch solche mit Bildungsabweichungen vor. Während man die Monstrositäten ehedem hauptsächlich darum beachtete, weil man in ihnen Atavismen zu finden hoffte, hat man sie bekanntlich neuerdings vorwiegend statistisch zur Ermittelung der Bildungsgesetze zu verwerten gesucht. So hielt ich es denn auch für angezeigt, die beobachteten Bildungsabweichungen zu registrieren. Sie lassen sich in zwei Kategorien einordnen: Verarmungen und Bereicherungen vorhandener Anlagen.

[1]) l. c. S. 606. [2]) l. c. S. 615.

Verarmungen treten häufig in der Blütenregion ein, sobald bereits in einer Infloreszenz eine Anzahl von normalen (oder bereicherten) Blüten gebildet ist. Sepala und Petala werden immer mangelhafter ausgebildet, ihre Zahl, wie die der Staubblätter und selbst der Carpelle kann durch Fehlschlag eine Verminderung erfahren. Die letzten Blütenanlagen sehr vieler Infloreszens bleiben rudimentär.

Von größerem Interesse sind die Bereicherungen. So findet man, in einer Rata von etwa 1 : 1000, Keimpflanzen mit drei Kotyledonen; diese stehen meist im Winkel von 120° zueinander, selten sind zwei einander genähert. Im ersteren Fall haben wir es wohl mit einer Vermehrung, im anderen mit einer Spaltung von Kotyledonenanlagen zu tun. Die Pflänzchen mit überzähligen Keimblättern fallen frühzeitig durch bedeutendere Größe auf, entwickeln sich aber weiterhin ganz normal.

Im Freien wie in den Kulturen beobachtet man sehr häufig, daß die Hungerblümchen aus drei Carpellen dreifächerige Früchte bilden. Die Fächer fallen gewöhnlich ungleich aus, aber es kommen auch Früchte mit ganz regelmäßiger Einteilung vor. Entsprechend der Vermehrung der Plazenten sind die mehrfächerigen Früchte reicher an Samen als normale. Bemerkenswert ist der Ort ihrer Bildung: sie finden sich nur an der Basis der Infloreszenzen. Unter mehreren hundert Fällen, die zu meiner Beobachtung kamen, war nur ein einziges Mal die unterste Frucht normal und die zweite dreifächerig; sonst waren es stets die 1 – 3 untersten Früchte, welche die Abnormität zeigten. An den ersten Seiteninfloreszenzen, welche, entsprechend der inzwischen erfolgten Erstarkung der Grundrosette, oft kräftiger ausfallen, als die primäre, tritt die Carpellvermehrung ebenso häufig ein, dagegen nicht mehr an den schwächeren Blütenständen, die sich zuletzt entwickeln. Alles spricht also dafür, daß wir es mit Folgeerscheinungen eines gewissen Überflusses zu tun haben, der sich übrigens auch in der Größe der betroffenen Organe, nicht nur in der Zahl ihrer Blätter äußert. Das gleiche dürfte auch für die besprochene Vermehrung der Kotyledonen gelten.

In einer Reihe von Fällen wurden die Samen aus dreifächerigen Früchten verschiedener Erophila-Arten gesondert eingesammelt und ausgesäet. Aus ihnen erwuchsen — vielleicht zufällig — bis auf eine nur Pflanzen mit normalen Früchten, während andere daneben die Carpellvermehrung zeigten. Es kann also als sicher gelten, daß die Abnormität nicht erblich ist. Dagegen war es unverkennbar, daß sie bald bei dieser, bald bei jener Sorte auftrat, je nachdem diese gerade gut gediehen. So waren in einem Jahr fast sämtliche Exemplare der Erophila chlorina, in einem anderen die der E. stricta mit der Abweichung behaftet.

Endlich sei noch einer häufigen Abnormität gedacht, nämlich des Heraufrückens eines Laubblattes an den sonst nackten Infloreszenzschaft, gewöhnlich bis an die Ansatzstelle des untersten Blütenstieles. Hier könnte man an eine atavistische Erscheinung denken, denn das Fehlen der Stützblätter in der Blütenregion der Cruciferen dürfte wohl durch Ausfall dieser Organe zugunsten der kleinen, anfangs in verkürzte Trauben zusammengedrängten Blüten zustande gekommen sein; außerdem ist zu bemerken, daß in der mit Erophila nahe verwandten Gattung Draba die meisten Arten beblätterte Blütenachsen besitzen. Doch die Beobachtungen machen die Annahme, daß es sich um Rückschläge zu früheren Formen handele, wenig wahrscheinlich. Man findet nämlich die Abnormität nie an primären (terminalen) Blütenschäften, sondern nur an den sekundären (axillären), und zwar um so reichlicher, je gedrängter die zuletzt aus vielen gestauchten Achsen bestehende Grundrosette geworden ist. Es handelt sich also um die von vielen Lichtpflanzen bekannte Auflösung grundständiger Blattrosetten bei ungenügender Beleuchtung. An im Schatten kultivierten Hungerblümchen ist die Erscheinung besonders häufig, im Freien ist sie zu beobachten, wenn Erophila zwischen schon aufschossendem Wintergetreide in schwachem Licht wächst.

Wenn es auch eigentlich erst Gegenstand der Prüfung sein sollte, ob zwischen den Kleinspezies von Erophila genetische Zusammenhänge bestehen könnten, — eine Frage, deren Beantwortung allein vom Experiment zu erhoffen war, — so konnte ich doch nicht wohl umhin, die in Kultur genommenen Sorten vorläufig nach ihren Ähnlichkeiten in der landläufigen Weise „systematisch", d. h. nach ihrer vermuteten Verwandtschaft, zusammenzuordnen. Dabei wurde zunächst, so weit wie möglich, das gemeinsame Vorkommen am gleichen Standort außer Betracht gelassen, damit nicht eine vorgefaßte Meinung die Beurteilung beeinflusse, und lediglich die Form berücksichtigt. Aber ich konnte mich nicht begnügen, allein die Charaktere zu benutzen, die man an der blühenden Pflanze sieht; mindestens ebenso wertvoll erschienen die Merkmale der Rosetten vor der Blütezeit, wo die charakteristischen Primärblätter noch nicht von dem charakterlosen Laub der Axillarsprosse verdrängt sind. Die Berücksichtigung der Jugendmerkmale erleichtert auch, wie ich bereits 1889 ausgeführt habe, die Einteilung; die spezifischen Merkmale treten in der Entwickelung unserer Pflanzen später auf, als die Gruppencharaktere, dominieren in der Blütezeit und erschweren nun das Erkennen der Gruppenzusammengehörigkeit[1]).

[1]) l. c. S. 575.

Aus der Zahl der kultivierten Formen hoben sich namentlich zwei Typen deutlich heraus, die ich als „flexuosae" und „scaposae" bezeichnen will. Die Namen beziehen sich auf die Blütenschäfte, die bei den flexuosae (Figur 3) zart und hinundhergebogen, bei den scaposae (Figur 4) dagegen derb und straff sind. Die Blütenstiele der flexuosae sind relativ lang, besonders der unterste, welcher tief inseriert ist; als Fruchtstiele stehen sie zur Infloreszenzachse in sehr



Fig. 3.
Erophila stelligera, als Typus der „flexuosae", gegen Ende der Blüte; nach einer Photographie, natürliche Größe.

Fig. 4.
Erophila stricta, als Typus der „scaposae"; nach Photographie, natürliche Größe.

spitzem Winkel. Die Blütenstiele der scaposae sind relativ kurz, der unterste ist hoch inseriert, als Fruchtstiele bilden sie mit der Achse einen weit geöffneten Winkel, auch wenn die Frucht selbst vertikal gehalten wird.

Die Rosettenblätter beider Gruppen geben nicht minder gute Merkmale: die flexuosae haben dünne, blaugrüne, verkehrt lanzettliche Blätter, deren nicht breite Lamina sehr allmählich in den Stiel ver-

schmälert und kaum gezähnt ist (vgl. Tafel V, Figur 1 und 2). Die scaposae führen fleischige, reingrüne, kurz in den langen Blattstiel zusammengezogene, spatelige Blätter (Tafel V, Figur 4), von welchen die zuletzt gebildeten sehr breit und mit mehreren derben Zähnen versehen sind. Bei den flexuosae tritt die Behaarung frühzeitig auf, die scaposae sind längere Zeit vollständig kahl. Nehmen wir hinzu, daß die Blüten der flexuosae klein bis mittelgroß sind und schmale Kronblätter haben, während die der scaposae groß und mit breiten Petalen versehen sind, sowie endlich, daß die Schötchen der ersteren lanzettlich, die der anderen eilanzettlich bis eiförmig sind, so erscheinen beide Gruppen genügend definiert.



Fig. 5.
Erophila inconspicua, nach Photographie, natürliche Größe.

Von flexuosae unterschied ich drei Formen:

1. Erophila inconspicua, Rosette mehrblättrig, klein, Blüten kreuzförmig, klein, Schötchen gedunsen (Fig. 5 u. 7);
2. Erophila radians, Rosette vielblättrig, mittelgroß (Tafel V, Figur 1), Blüten kreuzförmig, klein (Figur 8a), Schötchen nicht gedunsen;
3. Erophila stelligera, Rosette wenigblättrig, groß (Tafel V, Figur 2), Blüten mittelgroß, ausgeprägt sternförmig (d. h. Schenkel der Petala spreizend, Figur 8b), Schötchen gedunsen.

Diese drei Sorten blühen frühzeitig (vgl. S. 386); sie fanden sich an einem Standort vereint. Zu diesem Typus gehören einige von Jordan und von mir 1889 beschriebene Formen, namentlich E. subtilis Jord. (Abbild. bei mir l. c. Tafel 8, Figur 3 und 12.)

Von scaposae habe ich zwei Arten in Kultur:

1. Erophila cochleata, Rosettenblätter anfangs mit eirunder Lamina (Tafel VI, Figur 1), lange sehr arm an Haaren, Blüten sehr groß (Figur 8e), Schötchen breit eiförmig, gedunsen (Figur 7e), horizontal gestellt (Figur 11, rechts).
2. Erophila stricta, Rosettenblätter anfangs mit rhombischer Lamina, frühzeitiger behaart (Tafel VI, Figur 5, Tafel V, Figur 4, Textfigur 4), Blüten kleiner, Schötchen eilanzettlich nicht gedunsen (Figur 7d), bei der Reife aufrechtstehend.

Diese beiden Arten blühen später als die flexuosae (s. S. 386); sie fanden sich gemeinsam auf einem engbegrenzten Standort. Angehörige dieses Typus sind von Jordan und anderen als „majusculae" beschrieben worden.

Am gleichen Fundort mit den ebengenannten wurde eine dritte Art eingesammelt, die ihnen in manchen Beziehungen nahesteht, aber doch wieder einen anderen Typus repräsentiert. Ich nenne sie Erophila elata (Figur 6). Ihre Blätter sind dünn, vorn breit und mit 2—3 großen Zähnen versehen, rückwärts sehr allmählich in den langen Blattstiel verschmälert, von dichten Sternhaaren grau. In der Jugend (Tafel V, Figur 3) unterschied sie sich von den scaposae vornehmlich durch ihre blaugrüne Tönung. Später bildet sie einen schlanken, sehr hohen Blütenschaft; die Blüten sind groß, die Petala wenig schmäler als bei den scaposae, jedoch deutlich kreuzförmig angeordnet, wie bei den flexuosae. So stellt diese Art gewissermaßen ein Mittelding zwischen den beiden Typen dar. Eine offenbar sehr nahestehende Form habe ich früher als E. elongata beschrieben und, als letzte, in die Reihe der majusculae gestellt (Abbild. l. c. Tafel 8, Figur 14). Erophila elata gehört zu den später blühenden Sorten.



Fig. 6.
Erophila elata zu Beginn der Blüte.
Nach einer Photographie, natürliche Größe.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit der Letztgenannten zeigt die durch ihre späte Blütezeit merkwürdige Erophila tarda (Tafel V, Figur 5). Die Blätter sind von der gleichen blaugrünen Färbung, durch noch dichteren, fast filzigen Haarwuchs ausgezeichnet, aber sehr kurz und relativ breit. Die Blüten sind denen der E. elata ähnlich, aber viel kleiner, die Kronblätter kaum länger als der Kelch (Figur 8d). Der auffallendste Unterschied liegt in dem Blütenschaft, der sich erst nach Entfaltung der ersten Blüten streckt und immer kurz und plump bleibt. Die Schötchen sind keulenförmig, gedunsen (Figur 7c). Diese von den

übrigen stark abweichende Art ist recht ähnlich der von de Bary (in litt.) beschriebenen E. obconica (Abbildung bei mir l. c. Tafel 8,

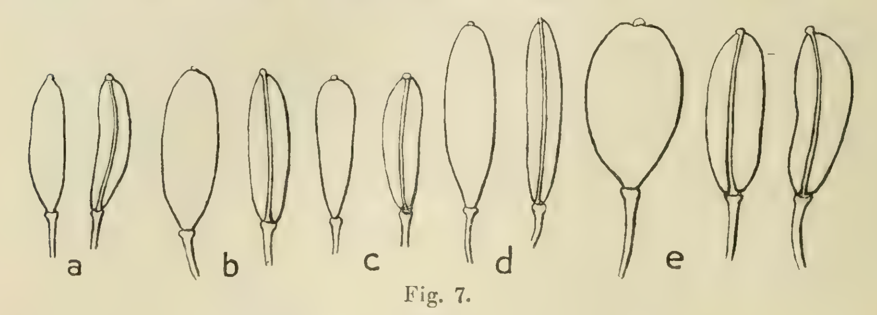



Fig. 7.

Fruchtformen bei dreifacher Vergrößerung.
a) E. inconspicua, b) E. elata, c) E. tarda, d) E. stricta, e) E. cochleata.

Figur 15), welche ich von drei Standorten — Rappoltsweiler, Locarno und Faido am Südfuß der Alpen — in drei resp. vier Generationen kultiviert habe. Sie ist, soweit ich weiß, bisher die einzige Erophila-

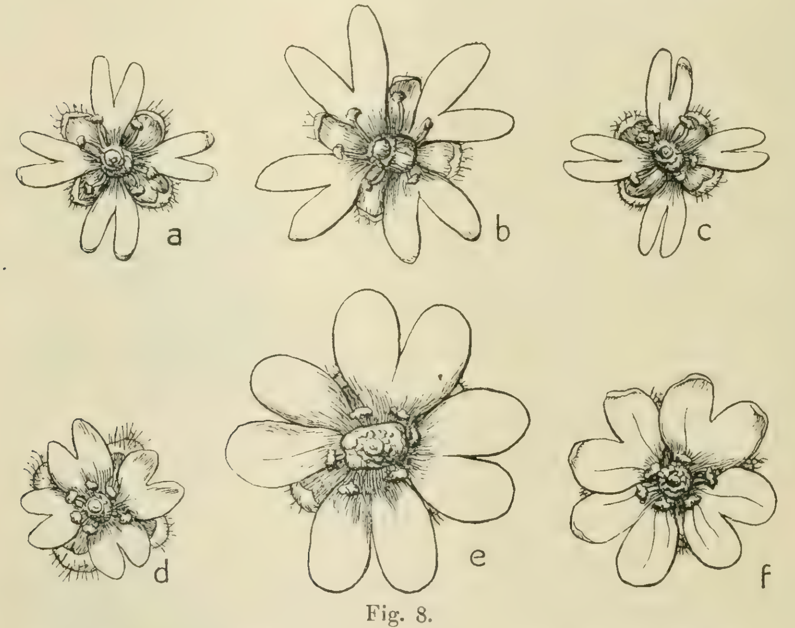



Fig. 8.

Blütenformen verschiedener Erophila-Arten bei gleicher Vergrößerung (6 : 1).
a) E. radians, b) E. stelligera, c) E. chlorina, d) E. tarda, e) E. cochleata, f) E. elata.

Spezies, deren Vorkommen auf weit voneinander liegenden Standorten als wirklich bewiesen gelten kann[1]).

[1]) Vgl. F. Rosen, l. c. S. 601.

Auch am Standort der oben beschriebenen flexuosae fanden sich noch weitere Arten, gleichfalls mit früher Blütezeit. Die eine nenne ich Erophila patens, wegen ihrer fast horizontal abstehenden Fruchtstiele. Sie ist eine niedrige, aber derbe Art mit eilanzettlichen Blättern, kurzen und sehr breiten Blattstielen sowie grober Behaarung (Tafel VI, Figur 6). Ihre Blüten sind mittelgroß, die Schötchen eielliptisch. Ähnliche Formen sind von Jordan beschrieben worden.

Die letzte Art ist die wiederum recht eigenartige E. chlorina (Figur 9). Im Licht gewachsen erinnert sie an die flexuosae, unterscheidet sich aber von ihnen sofort durch die reingrüne Laubfärbung und die markiertere Bezahnung (Zähne dort verloren bis stumpf, hier sehr spitz). Aber bei geringerem Licht neigt unsere Spezies, wie schon erwähnt, zur Bildung sehr schmaler, fast linealischer Blätter von großer Länge, und ebensolche bilden sich in normalem Licht während der Blütezeit an den Axillarsprossen aus. Offenbar gehört die E. chlorina zu dem Typus der E. leptophylla Jord., den de Bary und ich an einem Standort bei Straßburg in drei sehr ähnlichen, konstanten Formen vertreten gefunden hatten (vgl. auch l. c. Tafel 8, Figur 2 und 11).



Fig. 9.
Erophila chlorina, nach einer Photographie, natürliche Größe.

So gelangen wir zu einer leidlich durchsichtigen und ungezwungenen Anordnung. An zwei Formenzentren, die frühblühenden flexuosae und die späterblühenden scaposae, welche an gesonderten Standorten in drei resp. zwei Arten vertreten waren, gliedern sich vier einzelne Vertreter anderer Typen an, teils diesen, teils jenen näherstehend. Aber diese Anordnung ist, obwohl auf sehr ähnliche Formen gestützt, nicht die gleiche, wie die früher von mir gewonnene. Bedeutet dies einen Fehler oder eine Korrektur? Keins von beiden. Jede derartige Anordnung ist nur eine Abstraktion von dem grade zugrunde liegenden Material und ist abhängig von dem — zufälligen — Umfang und der Zusammensetzung desselben. Welche der wirklich vorhandenen Formen gefunden worden sind, welche beachtet, wie sie bewertet werden,

all dies beeinflußt die Entscheidung, und so wird der Versuch, eine systematische Anordnung lediglich auf Grund von Form und Vorkommen zu geben, immer nur relativ brauchbares schaffen können.

Wer — als Unbeteiligter — das mühselige Werk der Floristen betrachtet, wer verfolgt, wie bei der systematischen Durcharbeit immer wieder neu gruppiert und disponiert wird, wie dieser Forscher das eine, jener ein anderes Merkmal zur Umgrenzung der Abteilungen benutzt, der wird erkennen, daß auch hier nur das Konterfei eines Kaleidoskopbildes gegeben werden kann. Ein Anstoß und das Bild ist wieder ein anderes.

Die Frage nach der Bastardbildung zwischen den Kleinspezies von Erophila ist von großem Interesse. Nicht nur, weil das merkwürdige Zusammenleben ähnlichster Arten auf dem Vorhandensein fruchtbarer Bastarde zwischen den Eltern beruhen und Kreuzungsversuche vielleicht Licht auf die wirkliche Verwandtschaft der Formen werfen könnten. Mehr noch, weil bei dem heutigen Stande der Biologie von Kreuzungen am ehesten Aufschluß über den Wert der Merkmale, und damit ihrer Träger, erwartet werden darf. Im besonderen mußte man sich die Frage vorlegen, ob die elementaren Spezies von Erophila bei der Kreuzung Mendelsche Spaltung zeigen würden. Es handelt sich hier nicht nur darum, eventuell neue Objekte für diese hochinteressante Erscheinung zu finden, sondern es kam mir mehr darauf an, auch dieses Mittel zur Beurteilung der Frage heranzuziehen, was wir eigentlich — zunächst bei Erophila — als Kleinspezies bezeichnen.

Der Gedanke, die Ergebnisse von Kreuzungsversuchen zur Definition der Sippengrade zu benutzen, ist bekanntlich alt. Aber es hat sich bislang kein einfaches Schema finden lassen, etwa derart, daß Gattungen keine Bastarde, Arten unfruchtbare, Varietäten fruchtbare gäben; offenbar gleichwertige Gruppen zeigen vielmehr bald größere, bald geringere Befähigung zur Bastardbildung. Aber aus den zahlreichen modernen Untersuchungen über die Kreuzung scheint doch als Regel — wenn auch nicht als Gesetz — hervorzugehen, daß die Artbastarde erster Generation (F 1) aus ungleichen, teils dem einen, teils dem anderen Elter näherstehenden, teils intermediären Individuen bestehen, deren jedes, wenn autogam fruchtbar, seine Merkmalkombination auf alle seine Nachkommen vererbt. Anders ist es bei Bastarden zwischen Sippen niederer Art — Varietäten, Rassen — oder bei verschiedenen Spezies bezüglich einzelner Merkmale, die für sich zur Speziesunterscheidung nicht berechtigen würden; hier sind die Bastarde in der ersten Generation uniform, und ihre Nachkommenschaft

fällt in gesetzmäßiger Weise in Typen auseinander, deren Zahl mit der der differierenden Charaktere steigt (Mendelsche Spaltung). Dieser Satz, den A. Lang seinem vortrefflichen Sammelreferat „über Vererbungsversuche"[1]) zugrundegelegt hat, ist so bemerkenswert und könnte für den weiteren Gang der Forschung so bestimmend werden, daß seine Prüfung an allem geeigneten Material dringend zu wünschen ist.

Meine Kreuzungsversuche mit Erophila begannen im Jahre 1908. Wie ich bereits in einer kurzen vorläufigen Mitteilung[2]) berichtet habe, mußte ich wegen der Kleinheit, des engen Baues und der Proterandrie der Erophila-Blüten auf die sonst wünschenswerte Kastration verzichten und für die illegitime Bestäubung Narben eben geöffneter intakter Blüten wählen. Eine genaue Untersuchung mit genügender Vergrößerung lehrte zwar, daß kaum eine Narbe völlig pollenfrei ist, wenn sie in der sich öffnenden Blüte sichtbar wird; aber es zeigte sich auch, daß die Bestäubung innerhalb der Knospe an sonnigen Morgen, wo das Öffnen rasch und ausgiebig erfolgt, recht gering bleiben kann. Jedenfalls schien es nicht aussichtslos, schon mit etwas eigenem Pollen behaftete Narben reichlich mit fremdem zu belegen, wenn dies am frühen Morgen geschehen konnte, weil weitere Eigenbestäubung erst Mittags eintritt; inzwischen konnte der fremde Pollen einen erheblichen Vorsprung erlangt haben. Diese Versuchsausführung schien mir auch deshalb berechtigt, weil sie den Verhältnissen im Freien entspricht, wo die etwa die Blüte besuchenden Insekten auch kaum eine reine Kreuzung bewirken können.

Im Jahre 1908 wurden folgende Kombinationen versucht:

| | Erhaltene Pflanzen, | darunter Bastarde: |
|---|---|---|
| E. stelligera × patens | 49 | 0 |
| „ × cochleata | 31 | 0 |
| „ × elata | 20 | 0 |
| E. stricta × radians | 45 | 0 |
| E. cochleata × radians | 40 | 7 |
| „ × patens | 31 | 0 |
| „ × stelligera | 36 | 0 |
| | 252 | 7 |

Hieraus ergab sich zunächst nur, daß zwischen Erophila-Kleinspezies Bastarde möglich sind, aber nicht leicht zustande kommen. Die Versuche wurden daher im folgenden Jahre mit größerer Vorsicht und in erhöhter Zahl wiederholt.

---

[1]) Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1909; vgl. auch J. Groß, Über Vererbung und Artbildung, Biolog. Zentralblatt 1911, S. 161 ff.

[2]) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1909.

| | | Erhaltene Pflanzen, | darunter Bastarde: | |
|---|---|---|---|---|
| E. radians | × stricta | verunglückt | | |
| „ | × cochleata | desgl. | | |
| E. patens | × cochleata | 2 | | (1) |
| E. chlorina | × cochleata | 8 | 0 | |
| E. stelligera | × cochleata | 17 | 5 | |
| „ | × elata | 12 | 1 | (1) |
| „ | × tarda | 11 | 0 | |
| E. stricta | × cochleata | 42 | 12?[1] | |
| „ | × elata | 29 | 10 | |
| „ | × stelligera | 20 | 1 | |
| E. cochleata | × radians | 44 | 43 | |
| „ | × patens, zweimal | 29 | | (1) |
| „ | × chlorina, zweimal | 58 | 28 | |
| „ | × stelligera, zweimal | 20 | 1 | (1) |
| „ | × stricta | 53 | 12?[1] | |
| „ | × elata, zweimal | 42 | 26 | |
| E. elata | × chlorina | 10 | 0 | |
| „ | × stelligera | 16 | 0 | |
| „ | × cochleata | 25 | 10 | |
| | | 458 | 147 | (4)[2]. |

In diesem Jahr, wo mir schon die Erfahrungen des Vorversuches zur Seite standen, stiegen die Bastarde also auf 32%. Die Kombination E. cochleata × radians, die im Vorjahre allein geglückt war, brachte diesmal 43 Bastarde auf 44 Pflanzen; aber drei andere Verbindungen, E. stelligera × elata, E. cochleata × patens und E. cochleata × stelligera, aus welchen im Vorjahre keine Bastarde erwachsen waren, gaben diesmal zusammen nur 2 neben 3 Kümmerlingen, die, ohne geblüht zu haben, abstarben, sodaß es nicht einmal sicher ist, ob sie überhaupt Bastarde waren. Vier neue Kombinationen von 1909 blieben ganz ohne Resultat.

Es ist aus den Tabellen zu entnehmen, daß, günstige Bedingungen vorausgesetzt, Bastarde zwischen den Kleinspezies von Erophila entstehen können, daß aber einige Verbindungen nur schwer, vielleicht garnicht gelingen. Wie weit allerdings hierbei der Zufall und wie weit mangelnde sexuelle Affinität in Betracht kommt, läßt sich kaum entscheiden. Berücksichtigt man, daß die angestellten Kreuzungsversuche, trotz aller auf sie verwandten Sorgfalt, doch nur etwa ein Drittel Bastarde geliefert haben, so wird man berechtigt sein zu behaupten, daß im Freien durch Insektenbesuch und Pollenvertragung — wenn solche überhaupt vorkommen — Bastarde von elementaren Arten der Erophila nur in relativ geringer Zahl gebildet werden. Die Wahrscheinlichkeit, bei dem Hereinholen von Erophila-Sorten zur

[1]) Wegen der großen Ähnlichkeit dieses Bastardes zu seiner Mutterart war er zwischen ihr nicht ganz sicher zu erkennen, s. S. 399.

[2]) Die eingeklammerten Zahlen bedeuten Kümmerlinge.

Kultur grade auf Bastarde zu stoßen, ist also klein, und so erklärt es sich, daß bei den bisher ausgeführten Prüfungen spontane Bastarde wohl garnicht gefunden worden sind.

Die gewonnenen Bastarde waren in der F 1-Generation sortenweise monomorph. Nebeneinander stehend gaben die Individuen gleicher Herkunft dasselbe überzeugende Bild völliger Gleichheit, wie die reinen Arten, selbst den gleichen Mangel an fluktuierenden Verschiedenheiten, der bisher noch jeden reinen Satz von Hungerblümchen ausgezeichnet hat. Die Unterscheidung von den legitim entstandenen Geschwistern, mit denen die Bastarde zunächst aufwuchsen (s. oben), wurde möglich, sobald die Charaktere der primären Rosette hervortraten, und war um so leichter, je verschiedener der Vater von der Mutter war (Figur 10). Am schwierigsten, ja nicht einmal ganz sicher

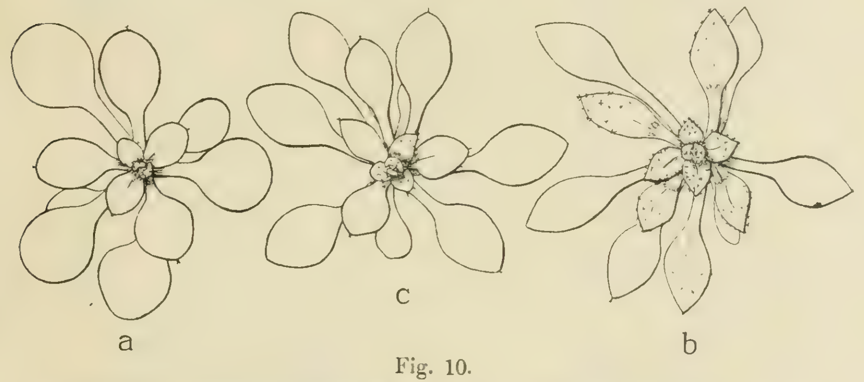



Fig. 10.

a) Erophila cochleata, b) Erophila chlorina, c) Erophila cochleata × chlorina, aus künstlicher Bestäubung von 1909, 1910 gezogen, alle drei 45 Tage alt. Der Vater hat schon die charakteristischen Blattflecken; die Farbe beider Eltern ist das gleiche lebhafte Gelbgrün.

war sie bei den Kombinationen der einander sehr ähnlichen scaposae E. cochleata und stricta.

Allgemein sind die Erophila-Bastarde in der F 1-Generation metroklin, d. h. sie gleichen mehr der Mutter als dem Vater. Mustert man freilich die Charaktere einzeln durch, so kommt man wohl zu dem Urteil, daß der Bastard intermediär sei, genauer, daß er in einigen Merkmalen die Mitte zwischen den Eltern halte, in den übrigen teils der Mutter teils dem Vater näherstehe. Aber im Gesamtbild, im Habitus, überwiegt trotzdem der Einfluß der Mutter. So ist der Bastard E. cochleata × stelligera von der Üppigkeit der Mutter, der reziproke von ähnlicher Zartheit wie E. stelligera. Der Bastard E. elata × cochleata ist der Mutter sehr ähnlich, der reziproke mehr intermediär. Die Beurteilung solcher Beziehungen ist jedoch unsicher, das Erkennen von Ähnlichkeiten wird stets durch den Zufall beeinflußt. Es ist ja

bekannt, daß auch an Kindern der Eine mehr die Ähnlichkeit zum Vater, der Andere zur Mutter sieht. In Rücksicht zu ziehen ist auch, daß die Merkmale sich nicht alle gleichzeitig präsentieren, sodaß das Kreuzungsprodukt anfangs mehr diesem, später mehr dem anderen Elter gleichen kann.



Fig. 11.

Erophila cochleata (rechts), voll fruchtbare Art, und ihr Bastard mit E. radians, sehr wenig fruchtbar (links). Natürliche Größe; nach Photogramm gezeichnet von H. D.

In der Form der Blüten und den Dimensionen der Petala waren alle Bastarde intermediär; auch die Blütezeit fiel meist in die Mitte zwischen die der Eltern. Die Blüten waren anscheinend ganz normal gebaut, aber ihre Fruchtbarkeit war vermindert. Damit stand offenbar die recht deutliche Verlängerung der Blütezeit in Verbindung; die Infloreszenzen der Bastardpflanzen trugen auch mehr wohlgebildete Blüten, als die reinen Arten, und entwickelten entsprechend längere Achsen (Figur 11).

In Bezug auf die Fruchtbarkeit zeigten sich aber erhebliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Bastardsorten, während die Exemplare jeder Sorte unter sich auch hierin Gleichheit aufwiesen. Die geringste Fruchtbarkeit fand sich bei E. stricta × elata; von 10 Exemplaren wurden die vier stärksten als Samenpflanzen ausgesucht, doch blieben noch zwei steril, eins machte nur taube Samen und von dem letzten wurde nur ein einziger Keimling gewonnen[1]). Andere Bastardsorten bildeten nur kleine, dem Anschein nach verkümmerte Früchte aus, diese enthielten zwar wenige, doch keimkräftige Samen. Wieder andere Sorten brachten normale, nur kleinere Schötchen mit entsprechend verringerter Samenzahl, und nur die beiden Kombinationen von Erophila cochleata und stricta, den beiden Repräsentanten des Typus der scaposae, ergaben fast volle Fruchtbarkeit. Leider war es wegen Fehlens geeigneter Blüten bisher nicht möglich zu prüfen, ob auch zwei flexuosae miteinander voll fruchtbare Bastarde liefern.

Wir sahen oben, daß Erophila-Kreuzungen im Freien nicht häufig sein können; ihre bald mehr, bald weniger herabgesetzte Fruchtbarkeit muß dahin wirken, daß sie auch leichter wieder verschwinden, als reine Arten. Dagegen scheinen vegetative Störungen, die sich in der Bildung von Kümmerlingen und Abnormitäten äußern, in der F 1-Generation der Bastarde nicht häufiger — vielleicht sogar seltener zu sein als bei den reinen Arten. Hierin liegt ein Unterschied dieser Bastarde gegen ihre Nachkommenschaft, worüber unten weiter zu sprechen sein wird.

Nach den bisherigen Ergebnissen unserer Untersuchung schien die Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, daß die F 2-Generation Mendelsche Spaltung zeigen würde. Die vollständige Homogeneität der Sätze von F 1 deutete darauf hin, daß die konstanten Formen der Hungerblümchen, trotzdem sie voneinander durch mehr als ein Merkmal (resp. Merkmalkombination) verschieden sind, doch nur den Wert von Varietäten oder Rassen besäßen und mit den weiß oder rot blühenden Pisum- und Mirabilis-Sorten rangierten. Man müßte sie entstanden denken durch eine „Variation“, wenn wir mit Baur und Lang unter dieser Bezeichnung eine erbliche Abänderung verstehen, im Gegensatz zu den nicht erblichen „Modifikationen“.

Da bei der Mendelschen Spaltung dominierende und rezessive Merkmale eine große Rolle spielen, so hielt ich auch schon bei Erophila nach solchen antagonistischen Paaren Umschau. Es fand sich jedoch nur ein einziges Merkmal, das eventuell als dominierend im Sinne Mendels angesprochen werden konnte, nämlich das Auf-

---

[1]) Diese Pflanze blieb 1911 vollständig steril, trotz reichlichen Blühens, und damit ging mir dieser Bastard verloren.

treten von Pigmentflecken an der Basis der Lamina, welches einen Teil der untersuchten Arten auszeichnet, bei den übrigen fehlt.

Diese Pigmentflecke zeigen sich erst an den letzten Blättern der Primärrosette und an den ersten der Axillarsprosse. Sie sind von violettbrauner Färbung und verschiedener Zeichnung; nach kurzer Zeit verschwinden sie wieder. Wie solche Pigmentierungen — Färbungen des Zellsaftes durch Anthokyan — gewöhnlich, so sind sie auch bei Erophila von einer gewissen Lichtintensität abhängig; so zeigt unsere Figur 1 an dem im Halbschatten erwachsenen Exemplar keine Flecken, während das daneben in stärkerem Licht gehaltene Vergleichsexemplar sie in schöner Ausbildung aufweist. Die zur Hervorrufung der Pigmentierung erforderliche Lichtintensität dürfte nicht für alle Erophila-Sorten die gleiche sein. Wenn nun von den kultivierten Arten drei, E. cochleata, elata und tarda, niemals mit Flecken gefunden wurden, so könnte die Ursache die sein, daß sie in meinen Kulturen, die ich inmitten einer russigen Großstadt anzustellen gezwungen war, nicht das erforderliche Licht fanden; Vergleichskulturen an einem Ort mit reinerer Atmosphäre konnte ich nicht anlegen. Aber mir scheint doch, daß die Fähigkeit oder das Unvermögen, die Pigmentflecke zu bilden, ein konstantes Merkmal der einzelnen Erophila-Sorten ist. Denn sie traten gleicherweise in den trüben Monaten März und April in dem etwas gedämpften Licht des Kalthauses auf, wie 1910 im Mai in sonniger Lage des Versuchsgartens.

Es scheint nun, daß, wenn ein Elter die Pigmentflecke bilden kann, dies auch bei dem Bastard der Fall ist, daß wir es also wirklich mit einem dominierenden Merkmal zu tun haben. In den Generationen F 2 und F 3 haben nicht mehr alle Individuen die Flecke, doch die große Mehrzahl besitzt sie noch. Das Merkmal ist nicht prägnant genug, es zeigt sich zu kurze Zeit und kommt zu leicht garnicht zur Ausbildung, als daß es zur Statistik gut brauchbar wäre; so blieben meine Auszählungen etwas unsicher. Doch darf ich wenigstens soviel sagen, daß nichts beobachtet wurde, was gegen die Gültigkeit der Mendelschen Spaltungsregel gesprochen hätte. In eigenen Versuchsreihen, für welche ich bisher nicht den Platz hatte, würde sich die Frage wohl mit genügender Sicherheit lösen lassen.

Mit Spannung erwartete ich die zweite Generation der Bastarde, von welcher wichtige Aufschlüsse erhofft werden konnten. Ich erhielt sie 1910 von E. cochleata × radians und 1911 nochmals von derselben sowie zehn anderen Kreuzungen. Da E. cochleata × radians nur samenarme halbverkümmerte Früchte bringt, so hatte ich im Jahre 1909 den Samen der 7 vorhandenen Exemplare größtenteils promiscue eingesammelt; 1910 wurde dagegen der Same jeder Pflanze

gesondert eingebracht und ebenso im nächsten Jahr ausgesäet. Für den Erfolg blieb das übrigens, soweit ersichtlich, gleich.

Aus den Samen der E. cochleata × radians erwuchsen 1910 etwas über 100 Pflanzen der F 2-Generation. Sobald die Pflänzchen die ersten Blätter gebildet hatten, erwiesen sie sich als ungleich: einige hatten rundliche, andere lanzettliche Blätter, wieder andere, und zwar die Mehrzahl, Mittelformen. Mit fortschreitender Entwickelung traten die Unterschiede immer schärfer hervor, und es konnte bald kein Zweifel mehr darüber sein, daß mehr als die drei Typen der metro- und patroklinen sowie der intermediären Formen vorhanden waren; ja, als die Pflanzen ihre Rosette fertiggestellt hatten, ergab sich, daß sie sämtlich voneinander verschieden waren. An die Stelle der Einförmigkeit, die auch noch die F 1-Generation ausgezeichnet hatte, war nun eine Vielgestaltigkeit getreten, die schwer zu überbieten gewesen wäre. Kein Merkmal blieb von der Variation ausgeschlossen. Da fanden sich Pflanzen mit breiten runden und mit fast linealischen Blättern, mit kurzen, breiten und mit überlangen Blattstielen, ganzrandige, gekerbte, grob gesägte. Die einen blieben fast kahl, andere waren frühzeitig mit Sternhaaren übersäet oder nur am Rande gewimpert. Alle Nuancen vom reinen, freudigen Grün bis zu gelblicher, trüb bräunlicher und blaugrüner Tönung waren vertreten (s. Tafel VII und VIII). Auch die Größe schwankte in sehr weiten Grenzen, ohne daß die allerdings recht ungleichmäßige Entwickelung die Differenzen erklärt hätte. Als die Pflanzen zu blühen begannen, trat eine Menge neuer Unterschiede hervor, ja selbst die Blütezeit war in die Variation mit einbegriffen. Und ebenso ergaben sich große Verschiedenheiten in der Fruchtbarkeit: sie war zwar nirgends bedeutend, aber bei manchen Individuen gleichwohl gegen F 1 wieder gestiegen, bei vielen anderen auf ein Minimum herabgesunken oder völliger Sterilität gewichen.

Im Jahre 1911 hatte ich die F 2-Generation von 11 verschiedenen Bastardkombinationen in zusammen 846 Individuen — abgesehen von einigen hundert Reservepflanzen. Das Resultat des Vorjahres, über das ich vorläufig schon (l. c.) berichtet habe, wurde teils bestätigt, teils erweitert. Da jetzt ausschließlich in reinen Reihen kultiviert und alle nur erdenklichen Kautelen beobachtet worden waren, so kann nun kein Zweifel mehr bestehen, daß wir es bei dieser Variation mit einer gesetzmäßigen Erscheinung zu tun haben, deren Ursache in der Kreuzung der Stammeseltern gelegen ist.

Ein ungemein merkwürdiges Bild ist es, das die Erophila-Bastarde in ihrer Mutation geben. Unschwer kann man 20—25 Exemplare nebeneinander in einer Kulturschale ziehen, ihnen volle Gleichheit aller Lebensbedingungen verschaffen, und doch sind sie alle ganz verschieden gestaltet! Daß es Geschwisterpflanzen sind, die hier

eine Musterkarte der mannigfachsten Formen bilden, würde niemand glauben.

Zunächst interessierte die Frage, welcher Art die aufgetretene Variation sei. Daß sie nicht derjenigen entsprach, die bei Kreuzung guter Arten beobachtet wird, war ohne weiteres klar: sie hätte dann ja in der F 1-Generation liegen müssen. Aber auch das Bild der Varianten war ein anderes. Die Nachkommenschaft gekreuzter Spezies läßt sich, wenn sie pleiomorph ist, der Form nach auf eine Verbindungslinie zwischen den Eltern ordnen; die Mehrzahl der Individuen drängt sich dann in der Mitte zusammen, und je mehr väterliche oder mütterliche Charaktere überwiegen, desto vereinzelter stehen ihre Träger. Eine solche Anordnung der Erophila-Bastarde ist nicht möglich, sie stehen auf verschiedenen divergierenden Linien, die, um ein Bild zu gebrauchen, wenn nicht grade einen Stern, so doch eine Garbe bilden. Ebensowenig handelt es sich um Rückschläge zu den Stammsorten, wenigstens nicht um solche von der Art, die de Vries als Vicinismus bezeichnet und als deren Ursache er Rückkreuzung mit den Ausgangsarten erkannte. Sehr wohl möglich schien es dagegen, daß Mendelsche Spaltung vorläge, freilich nicht in einer ihrer einfachen Formen.

Mit der Zahl der interkurrierenden Merkmale steigt auch die der möglichen Kombinationen innerhalb der Nachkommenschaft. Monohybriden (durch nur ein Paar antagonistischer Merkmale gekennzeichnet) geben bekanntlich vier Kombinationen, Dihybriden 16, Trihybriden schon 64. Wenn ich 100 Exemplare von E. cochleata × radians in F 2 alle verschieden fand, so genügt die Annahme von vier interkurrierenden Merkmalen, denn bekanntlich ist die Wahrscheinlichkeit des Auftretens bei allen Kombinationen gleich. Doch schon die genauere Betrachtung der 1910 gewonnenen Bastardabkömmlinge machte es mir unwahrscheinlich, daß Mendelsche Spaltung vorliege. Denn es traten an ihnen Merkmale auf, die unzweifelhaft den Stammarten nicht eigen gewesen waren. Ich gebe auf Tafel VII und VIII die mit größter Treue hergestellten Bilder von 15 Rosetten der E. cochleata × radians neben den Stammeltern, um dem Leser ein eigenes Urteil zu ermöglichen. Besonders verweise ich auf die unter β und η dargestellten Exemplare, die mit ihren runden Blättern über den Typus der rundblättrigen Mutter hinausgehen, und auf κ, das die Schmalblättrigkeit des Vaters übertreibt. Noch merkwürdiger erscheinen o und, aus dem 1911 erwachsenen Satz, α′ und β′, die beiden Stammarten völlig unähnlich sind. Überhaupt ist vielen der Bastarde ihre Verwandtschaft schlechterdings nicht anzusehen, und der Versuch, sie den uns bekannten Typen anzugliedern, wäre aussichtslos.

Es wurde der größte Wert darauf gelegt, zu entscheiden, ob

wirklich neue Merkmale auftreten, denn dies wäre im höchsten Maße beachtenswert. Ich kann nur versichern, daß ich in zahlreichen Fällen die Überzeugung gewann: es liegen wirklich neue Charaktere vor. Aus dem Material von 1911 gebe ich noch einige Photogramme, die dies illustrieren sollen (Tafel VI). In Figur 1 ist die oft erwähnte E. cochleata dargestellt, in 2 die später durch ihre graue Behaarung und ihre Blattzähne charakteristische E. elata. Beide sind breitblättrig. Ihr Bastard zeigt sich in F 1 einförmig, metroklin-intermediär, in F 2 sehr vielgestaltig. Figur 3 gibt eine rundblättrige Form dieses Bastardes wieder, die in der Blattgestalt an E. cochleata erinnert, Figur 4 eine schmalblättrige, die von beiden Stammarten völlig abweicht. Diese beide Pflänzchen wuchsen mit 4 cm Abstand im gleichen Topf und stammen von der gleichen autogamen Elternpflanze[1]).

Nun ist es allerdings durchaus nicht gesagt, daß die Abkömmlinge eines Bastardes bei der Mendelschen Spaltung lediglich die — sichtbaren — Merkmale der Stammeltern reproduzieren müßten; es können auch latente, z. B. durch Ausschaltung hemmender Faktoren bei der Spaltung, wieder manifest werden. Eine solche Erscheinung, Kryptomerie oder Kreuzungsatavismus benannt, ist von Bastarden weißblütiger Lathyrus-Sorten bekannt, die weiß, rot oder purpurn blühen. So befremdlich dieses Verhalten erscheinen muß, so konnte doch eine ganz einfache Erklärung gefunden werden, nach der sich sogar auf Grund gewisser Annahmen berechnen läßt, in welchem Verhältnis die verschiedenen Blütenfarben bei der Nachkommenschaft auftreten werden. Aber schließlich handelt es sich hier immer nur um Wiederherstellung von Merkmalen der Stammart der kultivierten Lathyrus-Sorten. Abgesehen davon, daß man bei Erophila nicht von einer Stammart sprechen kann, wird die Annahme der Kryptomerie dadurch unmöglich gemacht, daß die zu erklärenden Abänderungen nicht essentieller Art sind, nicht in festen Typen auftreten, sondern alle Individuen graduell verschieden sind, und dies nach verschiedener Richtung.

Um keine Möglichkeit zu vernachläßigen, wurde erwogen, ob nicht das scheinbar regellose Variieren der F 2-Generation von Erophila darin seine Erklärung fände, daß die als einfach angenommenen Merkmale der Stammeltern, z. B. das Längenbreitenverhältnis der Blätter, die Bezahnung, das Haarkleid, in Wahrheit aus trennbaren Faktoren zusammengesetzt sei. Resultierte etwa das Längenbreitenverhältnis der Blätter aus vier Faktoren, die in der Ebene senkrecht

---

[1]) Von anderen neuen Merkmalen, deren Konstanz jedoch noch nicht feststeht, erwähne ich die Reduktion des Spaltes in den Kronblättern auf eine seichte Bucht und karminrote Flecke auf dem Rücken der Antheren, beide an E. stelligera $\times$ cochleata F 2 (1911); ferner fiederspaltige Blätter bei E. cochleata $\times$ elata derselben Generation.

gegeneinander wirkten (derart, daß einer das Blatt verlängerte, ein anderer verkürzte, der dritte es verbreiterte, der vierte verschmälerte), so könnten, falls diese Faktoren bei der Mendelschen Spaltung auf verschiedene Individuen verteilt würden, Blätter entstehen, die schmaler, breiter usw. als die beider Stammarten wären. Mit solchen Annahmen würden die beobachteten Erscheinungen wohl zu erklären sein, aber es blieb fraglich, ob zu Recht. Bessere Aufschlüsse waren von der Generation F 3 zu erwarten, in welcher es sich ja zeigen mußte, ob die für die Mendelsche Spaltung charakteristischen Wiederholungen auftreten oder nicht.

Als ich in meiner vorläufigen Mitteilung über die Polymorphie der Erophila-Bastarde in F 2 berichtete, wies ich schon darauf hin, daß dieses Auseinanderfallen in zahlreiche differente Typen die Erklärung für das Rätsel der Erophila und ihres Bestandes an gemeinsam lebenden Kleinspezies geben könnte. „Wenn es gelänge, aus den nun different gewordenen Formen wieder konstante Reihen hervorgehen zu sehen, wenn die stark geschwächte Fruchtbarkeit wieder stiege, so hätten wir ja nichts anderes als neue Kleinspezies, und wüßten wenigstens, was den Anstoß zu ihrer Bildung gegeben hätte“ [1]). Meine Vermutung ging damals dahin, das unter den gewonnenen neuen Formen neben noch inkonstanten Phaenotypen eine, vielleicht verschwindende Minderzahl fester Biotypen vorhanden sein möchte, und so die Anfangsglieder neuer elementarer Arten gegeben wären.

Meine diesjährigen Kulturen, in welchen der Bastard E. cochleata × radians die F 3-Generation erreichte, haben wenigstens in allen Hauptpunkten die erwünschte Entscheidung gebracht. Alle neuen Formen aus F 2, die überhaupt keimfähigen Samen gebildet haben, sind Biotypen: ihre Nachkommenschaft ist der Vorgeneration und unter sich gleich. Diese Behauptung stützt sich zunächst auf 76 Pflanzen, von welchen etwa 10 als Kümmerlinge besser außer Betracht gelassen werden; sie verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf fünf Stämme. Im kommenden Jahr dürfte das Material sich leicht verzehnfachen lassen.

Der Umstand, daß die neuen Formen von 1910 alle monomorphe Nachkommen geliefert haben, gibt den Beweis, daß den beobachteten Veränderungen nicht die Mendelsche Spaltung zugrunde gelegen hat. Bei der notwendig anzunehmenden relativ großen Zahl antagonistischer Merkmalspaare müßte die große Menge der Individuen von F 2 heterozygotisch gewesen sein; es wäre höchst unwahrscheinlich, daß fünf willkürlich aus 100 herausgegriffene Individuen grade sämtlich den definitiven Zustand bereits erreicht gehabt haben sollten. Oder man

---

[1]) l. c. S. 249.

müßte annehmen, daß die inhomogenen Individuen grade wegen dieser ihrer Eigenschaft steril geblieben wären und sich daher automatisch ausgeschaltet hätten. Dem widerspricht aber die Beobachtung: der Satz von 1910 enthielt nicht einfach fertile und sterile Individuen, sondern alle Übergänge zwischen leidlicher Fruchtbarkeit und völligem Versagen der Fortpflanzungserscheinungen. Zudem machten sich bei der vorgerückten Jahreszeit (Juni), in welche in diesem Jahre die Blüte fiel, erhebliche Störungen durch die im Gewächshaus sehr hohe Temperatur geltend. Wenn auch weiteres Beweismaterial erst 1912 vorhanden sein wird, so halte ich mich doch jetzt schon für berechtigt zu sagen: die Mendelsche Spaltung ist hier nicht im Spiel. Sie besteht wahrscheinlich daneben bezüglich eines Merkmales, der Blattpigmentierung, ohne daß hierdurch an dem Gesamtbild etwas wesentliches geändert würde.

Um einen sehr bedeutenden Schritt sind wir der Lösung unseres Problems näher gekommen: wir wissen jetzt, wie konstante Formen der Erophila nebeneinander entstehen können. Aber damit ist das Bild, das wir im Freien finden, noch keineswegs ganz erklärt. Denn im spontanen Zustand ist Erophila überall sehr fertil, ihre Bastarde dagegen sind in F 1 wie F 2 von recht geringer Fruchtbarkeit. Die nächste Frage ist also, ob der Samenertrag der Bastarde wieder zunimmt? Es könnte dies allmählich oder sprungweise erfolgen, es könnte dazu auch weiterer Kreuzungen, etwa mit den Stammarten, bedürfen.

Auch diese Frage fand 1911 über Erwarten prompt ihre Beantwortung. Die Nachkommen der fünf erhalten gebliebenen Stämme von E. cochleata × radians sind sämtlich von normaler, voller Fruchtbarkeit. Freilich waren auch ihre Eltern einigermaßen fertil — das war ja der Grund, daß grade diese Stämme erhalten blieben — aber die Samenproduktion hat sich doch sprungweise gehoben, verdoppelt bis vervierfacht. So sind die neuen Formen jetzt nicht mehr durch geringere Fruchtbarkeit von irgend welchen alten zu unterscheiden.

Mustern wir nochmals die auf Tafel VII und VIII dargestellten Abkömmlinge des Bastardes E. cochleata × radians. Von ihnen haben sich erhalten: ε, das der Großmutter, ϑ, das, wie das nicht abgebildete ρ, dem Großvater sehr ähnlich sieht, sowie die etwas ferner stehenden λ und ν. Die auffälligeren Arten, diejenigen, die vom Typus der Großeltern stark abwichen, wie η, ι, ο sind sämtlich verloren gegangen. Dies legt die Vermutung nahe, daß die Fruchtbarkeit in umgekehrtem Verhältnis zu der Größe der Abweichung steht. Da aber 1910 die Samenbildung durch die sommerliche Temperatur beeinträchtigt war, so wurde die Annahme 1911 nochmals geprüft und, wenigstens im allgemeinen, bestätigt gefunden. So gaben die beiden

— ich möchte sagen — extravaganten Pflanzen α′ und β′ (Tafel VIII) trotz reichlichen Blühens keine Samen; entsprechendes zeigten andere Bastardkombinationen.

Es schien mir anfangs sehr bedauerlich, daß grade die merkwürdigsten meiner Neubildungen sich nicht erhalten ließen, aber es wurde mir bald klar, daß sich, wenn dies der Fall gewesen wäre, erhebliche Schwierigkeiten für die Erklärung des natürlichen Kleinspeziesbestandes der Erophila ergeben hätten. Denn an jedem mir bekannt gewordenen Standort ist die Zahl der Arten doch nur eine beschränkte, und, vor allem, so große Unterschiede, wie ich sie in den Sätzen der F 2-Generation fand, solche extravagante Formen habe ich im Freien nirgends beobachtet. Die Bildung neuer Sorten ist bei Erophila fast unbegrenzt — es können ihrer so viele wie Individuen entstehen — aber nun setzt die Auslese ein und säubert den Satz von allen lebensschwachen Individuen: was nicht rechtzeitig keimfähige Samen in genügender Zahl zu bilden vermag, geht, der Einjährigkeit wegen, alsbald wieder zugrunde. Daneben besteht noch eine Auslese auf vegetativem Gebiet, von welcher unten weiter zu sprechen sein wird.

Die Erophila-Bastarde machen also ein kritisches Stadium durch, in welchem die unabsehbare Fülle realisierter Gestaltungsmöglichkeiten einer energischen Dezimierung ausgesetzt ist. Haben sie aber ihre Existenzfähigkeit in dieser Feuerprobe bewiesen, so unterliegen sie nur noch dem unaufhörlich wirksamen Regulativ des Kampfes um das Dasein, wie alle anderen Lebewesen. —

Bisher hielt sich die Darstellung vorwiegend an den zuerst entstandenen Bastard E. cochleata × radians; nun ist noch über die Erfahrungen mit anderen Bastarden in der F 2-Generation zu berichten. Das Bild der 1911 erhaltenen Sätze erwies sich nämlich nicht ganz gleich, es lassen sich vielmehr drei Typen unterscheiden.

Erstens. In dem Satz differenter Geschwisterpflanzen finden sich etwa gleichviele vater- und mutterähnliche, neben einer Mehrzahl von Pflanzen, die den beiden Stammarten gleicherweise fernstehen. Jedes Individuum von F 2 repräsentiert einen eigenen, gut unterscheidbaren Typus, die Zahl dieser Neubildungen wird aber dadurch stark reduziert, daß ihrer viele steril sind. Hierher gehört der vielbesprochene Bastard E. cochleata × radians sowie die Kombinationen E. stricta × stelligera, E. stelligera × elata und E. cochleata × elata sowie die reziproke.

Zweitens. In dem Satz treten die Merkmale einer der beteiligten reinen Arten, neben mannigfaltigen anderen Charakteren, überwiegend hervor, dagegen sind extravagante Formen hier seltener. Es lassen sich nicht soviele Formen unterscheiden, wie Individuen vorhanden sind, dafür ist aber die Fruchtbarkeit keinen so großen Schwankungen

unterworfen, die Dezimierung der Stämme nicht so weitgehend, wie bei dem vorigen Typus. Hierher ziehe ich die Bastarde E. stelligera × cochleata, E. cochleata × stelligera und E. cochleata × chlorina. Aus ihren F 2-Sätzen liest man unschwer die Einwirkung ihrer Stammeltern heraus. Es kann dies verschieden erklärt werden. Vielleicht handelt es sich einfach darum, daß die sich dem Auge leicht einprägenden Merkmale von E. chlorina und stelligera auch in den Bastarden leicht wiedererkannt werden (subjektive Erklärung), vielleicht sind sie aber auch mit einer überwiegenden Vererbungskraft, einer Art Dominanz, ausgerüstet (objektive Erklärung). Einstweilen reicht das Material nicht zur Entscheidung für die eine oder andere Möglichkeit aus; übrigens könnten beide auch gleichzeitig realisiert sein.

Drittens. Die Verschiedenheiten der Individuen von F 2 sind minimale; der Satz trägt ein fast einheitliches Gepräge, und erst bei genauerer Prüfung stellen sich gewisse Unterschiede heraus, aber transgrediente Variation [1]) fehlt ganz. Alle Pflanzen sind von normaler Fruchtbarkeit, sodaß eine Dezimierung der Stämme nicht eintritt. Dieser Fall ist realisiert bei E. cochleata × stricta und dem reziproken Bastard. Da in Laub-, Schaft- und Blütenbildung bereits zwischen den Stammformen große Übereinstimmung bestand, so zeigen die Bastarde hierin nur intermediäre Charaktere; aber in F 2 treten kleine Unterschiede in der Form und der Stellung der Früchte deutlich hervor. Die Mehrzahl der Individuen beider reziproken Bastarde trägt die lanzettlichen, aufrechtstehenden Früchte der E. stricta; eine Minderzahl zeigt Früchte von vermittelnder Form, an sehr wenigen Exemplaren kommen die charakteristischen Züge der Fruchtbildung von E. cochleata wieder zum Vorschein. Andere Typen vermochte ich unter den mir vorliegenden 220 Individuen der beiden reziproken Bastarde nicht zu unterscheiden.

Diese Beobachtungen über das verschiedene Verhalten der Erophila-Bastarde in F 2 erscheinen, so fragmentarisch sie auch noch sind, wertvoll zum Verständnis der natürlichen Vorkommen der Hungerblümchen im Freien. Das für geeignete Standorte charakteristische gemeinsame Vorkommen alleräbnlichster Formen wird offenbar dadurch begünstigt, daß erstens einander schon nahestehende fruchtbarere und weniger differente Bastarde geben, als fernerstehende Arten, weiter dadurch, daß, wenn einander unähnliche Sorten der Kreuzung unterliegen, aus ihrer illegitimen Nachkommenschaft die extravaganten Formen leicht ausfallen und vorwiegend diejenigen

---

[1]) Unter dieser Bezeichnung soll das Abändern über die Grenzen der Stammarten hinaus verstanden werden, nicht — mit Johannsen (transgrediente Fluctuation) — teilweise Deckung nachstehender Sippen.

übrigbleiben, die wieder einer der am Ort vertretenen reinen Arten ähnlich sehen. Ist zudem einer größeren Zahl der neuen Formen ein markanter Zug einer Stammart aufgeprägt, so wird unter den schließlich überlebenden Stämmen das uns schon wohlbekannte Vorherrschen eines Typus resultieren, das für die Bestände an guten Erophila-Standorten so charakteristisch ist.

Sehr bemerkenswert ist noch, daß solche einander sehr nahestehende Erophila-Arten, deren Bastarde in F 1 und F 2 vollfruchtbar sind, dafür nur sehr wenige neue Formen zu bilden vermögen, und unter ihnen gar keine extravaganten. Auch hierdurch wird den an den einzelnen Kreuzungsorten entstehenden neuen Formengruppen ihr einheitlicher Charakter gewahrt.

Als mir 1909 die ersten Bastarde in der F 1-Generation vorlagen und nur verkümmerte Schötchen brachten, fürchtete ich den gewonnenen Bastard wieder zu verlieren und bestäubte deshalb einige seiner Narben mit dem Pollen der Stammarten, wobei ich von der Vermutung ausging, daß die Unfruchtbarkeit auf schlechter Ausbildung des Pollens beruhe und durch besseren Pollen behoben werden könnte. Doch auch die Rückkreuzung mit den Stammarten, deren Pollen gewiß normal war, ergab die gleichen verkümmerten Schötchen; die Ursache der Unfruchtbarkeit liegt also in den Eizellen oder in ganz anderen Umständen, jedenfalls nicht im Pollen. Genaueres hierüber hoffe ich noch durch cytologische Untersuchung zu ermitteln. In den mit dem Pollen der Stammarten belegten Fruchtknoten entstanden einige keimfähige Samen, die gesondert ausgesäet wurden.

Das Verhalten dieser abgeleiteten Bastarde war nun recht interessant, weil in ihnen zwei, ihrem Charakter nach verschiedene Phasen zeitlich vereinigt waren. Sie befanden sich 1910 bezüglich der ersten Kreuzung in der F 2-Generation, bezüglich der zweiten aber erst in F 1; in dieser mußten sie monomorph sein, in der anderen dagegen polymorph. Dementsprechend zeigten sie eine deutliche, aber nicht weitgehende Vielgestaltigkeit. Obwohl sie vegetativ die noch zu besprechenden, für F 2 charakteristischen Hemmungen aufwiesen, waren sie leidlich fruchtbar, und so konnten aus ihnen 1911 144 Pflanzen (und Reserven) erzogen werden, die sich auf fünf Stämme von E. (cochleata $\times$ radians) $\times$ radians und vier der E. (cochleata $\times$ radians) $\times$ cochleata verteilten. Auch diese Bastardabkömmlinge zeigten noch einen Phasenunterschied: soweit die erste Kreuzung in Frage kam, befanden sie sich in F 3 und sollten monomorph sein, bezüglich der Rückkreuzung aber standen sie in F 2, d. h. im Stadium der Aufspaltung.

Es trat nun eine Erscheinung auf, deren Erklärung noch zu suchen

ist: die beiden Sorten verhielten sich vollständig ungleich. E. (c. × r.) × c. war in hohem Grade polymorph und verriet nur geringes Überwiegen der cochleata-Charaktere, die doch zu 75% vorhanden sein mußten; neben breitblättrigen reingrünen Kombinationen, die an die cochleata erinnerten, fehlten keineswegs schmalblättrige, blaugrüne vom Typus der radians. Dagegen wiesen die 99 Exemplare der E. (c. × r.) × r. so große Übereinstimmung auf, daß es schwer hielt, unter ihnen überhaupt verschiedene Formen herauszufinden. Ihrem Habitus nach standen sie der E. radians viel näher als der cochleata, doch blieben sie ausnahmslos von der Stammart, von welcher sie 75% Blut hatten, sehr deutlich verschieden. Vicinistische Rückschläge fehlten durchaus. Es machte den Eindruck, als ob der eine der beiden Bastarde die formändernden Einflüsse fast völlig überwunden hätte, während der andere ihnen noch durchaus unterläge.

Es wäre verfrüht, eine Erklärung für diese Verschiedenheit geben zu wollen. Nur soviel mag angedeutet werden, daß E. cochleata anscheinend weniger Vererbungskraft hat, als E. radians; 75% c. und 25% r. könnten noch gegeneinander balancieren, während 25% c. neben 75% r. fast belanglos wären. Wie diese Bemerkung gedacht ist, wird erst aus dem nächsten Abschnitt erhellen. Es sei aber auch darauf hingewiesen, daß de Vries in allerletzter Zeit die Ausschaltung von Merkmalgruppen in doppelt reziproken und auch in Rückkreuzungen — er nennt sie sesquireziproke Bastarde — beobachtet hat[1]. Diese Versuche wurden mit Oenothera biennis und muricata angestellt. Wenn de Vries den Bastard m × b mit m, oder b × m mit b kreuzte, so erhielt er unter Ausschaltung des „zentralen" Großelters im Bastard nur die Merkmale des peripheren, d. h. im ersten Fall der muricata, im zweiten der biennis. In unserem Fall gibt zwar (c. × r.) × r. die Ausschaltung und (c. × r.) × c. keine solche, aber das von de Vries aufgestellte Erklärungsschema ist derartig, daß es sich mit einer gewissen Änderung doch wohl auf unseren Fall anwenden ließe. Vorbedingung dazu wäre allerdings ein entsprechendes Ergebnis der noch ausstehenden cytologischen Untersuchung.

Wie die Erscheinungen der Mendelschen Spaltung zur Schaffung der Theorie von den Genen geführt haben, mit welcher der Biologe operiert, wie der Chemiker mit der Molekulartheorie, so müssen auch die neuen Erfahrungen mit Erophila zu Spekulationen über die hier stattfindenden inneren Vorgänge Anlaß geben. Betrachten wir zu-

[1]) Über doppeltreziproke Bastarde von Oenothera biennis L. und O. muricata L.; Biolog. Zentralblatt 1911. S. 97.

nächst die F 1-Generation. Sie ist im wesentlichen intermediär und völlig monomorph. Das deutet darauf hin, daß in ihr die Eigenschaftsträger beider Eltern mit ungefähr gleichem Effekt wirksam sind, und daß ihr noch zu ermittelndes Verhältnis zueinander in allen Geschwisterindividuen das gleiche ist. Die Veränderungen, welche später in F 2 eintreten, veranlassen uns aber, in der Verbindung der Eigenschaftsträger von F 1 nur ein Provisorium zu sehen. Wir nehmen an, — es ist dies natürlich nur ein Bild, — daß die Keimkerne von a und b sich nur äußerlich vereinigt und senkrecht zu ihrer Berührungsfläche geteilt haben, sodaß jeder Kern in F 1 aus einem Anteil a und b besteht, die sich das Gleichgewicht halten. Sie üben nun bei dem Aufbau der F 1-Stöcke ein Kondominat aus.

Damit dies möglich sei, müssen die beiderlei Eigenschaftsträger gewisse Qualitäten besitzen. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß sie, um eine auch nur äußerliche Einheit bilden zu können, nicht unverträglich, inkompatibel, sein dürfen. Aber die Unverträglichkeit ist wohl keine Eigenschaft der Kerne als solcher, sondern ihrer Teile, ob wir sie nun Gene oder Iden oder sonst wie benennen.

Nehmen wir an, daß Inkompatibilität nur bei einer Minderzahl, oder nur bei weniger wichtigen Teilen der Kerne besteht, so wäre ein Kondominat doch wohl möglich, vorausgesetzt, daß die bestehenden Differenzen zuvor ausgeglichen würden. Das geschähe, wenn die interferierenden Teile zur Vereinigung gezwungen würden. Es herrscht zwischen ihnen zwar Abstoßung, aber die gegenseitige Anziehung überwiegt, bringt die Unverträglichen in Kontakt und damit in unvermeidlichen Konflikt. Im Kampf, dessen Ende eine vollständige Penetration ist, hat der Stärkere die besseren Chancen, aber der Enderfolg kann — und muß wohl — durch die Zufälligkeiten des Rencontres beeinflußt werden. Tatsächlich fällt das Ergebnis nicht überall gleich aus.

Ich spiele auf die Kreuzung zweier einander fernerstehender Formen (Spezies der gleichen oder verwandter Gattungen) an. Hier herrscht unter den Bastarden in F 1 typisch oder vielleicht nur gewöhnlich Ungleichheit; patrokline, metrokline und intermediäre Formen stehen nebeneinander. Besonders instruktiv sind die Fälle, wo die nämlichen Eigenschaften, wenn sie durch die männliche Keimzelle übertragen werden, zur Herrschaft gelangen, in der weiblichen dagegen unterliegen, oder umgekehrt: sie zeigen uns, was unter den oben erwähnten „Zufälligkeiten des Rencontres“ verstanden werden kann. Aber eins ist allen diesen Kombinationen gemeinsam: nachdem der Ausgleich der inkompatibelen Teile stattgefunden hat, herrscht nun Ruhe. Kein äußeres Anzeichen gibt uns sicheren Aufschluß darüber, ob die verträglichen Teile der Eigenschaftstäger gleichzeitig zur Penetration gelangen, oder ob sie einstweilen nur ein Kondominat eingehen.

Ich nehme einen anderen Fall: in den illegitim zusammengekommenen Kernen überwiegen die inkompatiblen Teile der Zahl oder der Bedeutung nach über die verträglichen. Die Abstoßung der feindlichen wird nicht durch die Anziehung der übrigen überwunden; es kommt weder Penetration noch Kondominat zustande, die Kreuzung gelingt nicht.

Auch in solchen Fällen ist jedoch auf vegetativem Gebiet die Vereinigung zum individualisierten Pflanzenstock noch möglich. Das lehren Winklers überraschende Chimären. Bei dieser Form der Transplantation ist ja die Vereinigung eine so vollkommene, daß der Experimentator selbst sich über ihren Charakter täuschen konnte. Aber in den Chimären verbleibt jedem Eigenschaftsträger sein Hauptaktionsbezirk, die Zelle; das Kondominat scheitert nicht an den inneren Reibungen, die unvermeidlich wären, wenn die beiderlei Kerne, in einer Zelle vereint, sich in ihrem engsten Wirkungsbereich begegneten.

Es war bisher angenommen, daß die zusammentretenden Eigenschaftsträger inkompatibele Teile enthielten, die, je nachdem, die Vereinigung unmöglich machten oder zu einem sofortigen Ausgleich gezwungen waren. Supponieren wir nun, daß so starke Gegensätze zwischen den Teilen der Eigenschaftsträger nicht bestehen. Dann liegt dem Zustandekommen des Kondominates für F 1 kein Hindernis im Wege. Die Teile der beiderlei Eigenschaftsträger ruhen friedlich in jedem Kern beisammen, an der Formgebung beteiligen sie sich in gleichem Maße, wenn ihre Kraft gleich ist; sind sie aber verschieden stark, so überwiegt der stärkere. So kommen intermediäre und mäßig einseitige Bastarde zustande; es ist aber auch möglich, daß gegenüber der Wirkung des Starken die des Schwachen soweit zurücktritt, daß sie die Schwelle der formativen Reize nicht mehr überschreitet: dann haben wir die in Mendels Beispielen so frappante Latenz von Merkmalen. Zeichnen wir die kombinierte Wirkung zweier kompatibler Antagonisten als Kurve, so erhalten wir vom Kulminationspunkt — der gleich starken Wirkung beider — nach beiden Seiten einen allmählichen Abfall bis zu den Punkten, wo die Reizschwelle nicht mehr überschritten wird; hier sinkt die Kurve plötzlich auf Null.

Da die ungleichen Teile der Eigenschaftsträger hier in F 1 ihre Differenzen noch nicht zum Austrag bringen, da somit die wechselnden Chancen des Kampfes noch gar nicht mitspielen, so sind die Individuen von F 1 monomorph, gleichgültig, ob sie intermediär oder einseitig sind, ob in ihnen einzelne dominierende Merkmale hervortreten oder nicht.

Das Provisorium, das in F 1 aufrecht erhalten werden konnte, findet mit Notwendigkeit sein Ende, wenn mit Ablauf der individuellen Lebensphase die großen Neuordnungen der Eigenschaftsträger eintreten, die man als Reduktionsteilungen bezeichnet. Sie bedeuten eine Art

von Inventur; hat sich im Bestand der Eigenschaftsträger nichts wesentliches verändert, so bleibt alles beim alten, ist aber neues hinzugekommen, so muß es nun definitiv verarbeitet werden. Sind unter den Teilen der Eigenschaftsträger differente, — und das trifft für alle Kreuzungen zu, — so sind nun die Differenzen auszugleichen, wenn sie in einem strengeren Sinne unverträglich sind, oder zu verteilen, wenn sie wenigstens nebeneinander ruhen können. Betrachten wir zunächst den letzteren Fall. Die Abstoßung der ungleichen Teile besteht auch jetzt noch; sie ist nicht so groß, daß inhomogene Komplexe unmöglich wären, aber sie genügt, um bei Aufspaltung der Komplexe, d. h. bei der Vermehrung, eine reinliche Scheidung herbeizuführen. So entstehen „reine Gene", die in ihrem ferneren Aufeinanderwirken die eleganten Erscheinungen der Mendelschen Spaltung in der bekannten Weise hervorrufen.

Der andere Fall ist in den Bastarden der Erophila realisiert. Die in F 1 verschobene Auseinandersetzung läßt sich bei der Neuordnung nicht mehr vermeiden, der Kampf tobt auf der ganzen Linie und ist in seinen Chancen um so unsicherer, je größere Antagonismen sich gegenüberstehen, je weniger übermächtige auf schwache Gegner stoßen. So haben wir das Bild der Formspaltung in F 2. Aber der Kampf wird nun auch wirklich ausgetragen, schon in F 3 herrschen aufs neue konsoliderte Verhältnisse, während die mendelnden Bastarde eigentlich nie zur Ruhe kommen.

Die Vorstellung von der Unveränderlickheit der Gene lasse ich fallen. Unveränderlich sind mir die Gene nur solange, wie sie nicht in ihrem Wirkungsbereich gestört werden, und dies muß der Fall sein, sobald sie anderen Genen gleicher Art, aber ungleichen Inhaltes begegnen. Ist die Differenz zu groß, so ist gemeinsames Wirken unmöglich, ist sie von mittlerer Größe, so muß die Außeinandersetzung alsbald erfolgen, ist sie klein, so wird der Ausgleich erst im Rahmen der nächsten Reduktionsteilung bewirkt, ist sie minimal, so führt sie zur Sonderung von reinen Genen. Sind aber die Unstimmigkeiten groß, so tritt, sofern überhaupt eine Gemeinschaft möglich ist, eine wirkliche Veränderung der Eigenschaftsträger, eine Kontamination der Gene ein. Das Produkt ist wieder von — relativer — Konstanz, ist, wenn man will, ein reines Gen, so wie jedes andere, dessen Herkunft man nicht kennt.

Man kann darüber verschiedener Meinung sein, wie sich die obengenannten „kleinen" und „minimalen" Differenzen in den Eigenschaftsträgern unterscheiden, die zur Formneubildung nach dem Typus der Erophila oder zur Mendelschen Spaltung führen. Es könnte sich um Unterschiede in der Zahl handeln. Noch bleibt ja zu beweisen, daß auch bei einer größeren Zahl antagonistischer Merkmalspaare

Mendelsche Spaltung eintritt, wie Lang und andere Mendelianer wollen. Wahrscheinlicher erscheint mir schon jetzt, daß nicht die Zahl der Antagonismen, sondern ihr Charakter entscheidet.

Aus dem hier skizzierten Gedankengang heraus ließen sich wohl die bekanntgewordenen Kreuzungserfolge in ihrer Gesamtheit verstehen. Ich bin mir bewußt, daß es nur unsichere und verschwommene Begriffe sind, die ich der bewundernswert exakten Methode der Mendelschule entgegenstelle. Aber grade die konsequente Durchführung der Spaltungslehre, wie sie uns besonders in E. Baurs „Einführung in die Experimentelle Vererbungslehre"[1]) begegnet, drängt zu der Überzeugung, daß es noch andere Gesetze der Formbestimmung geben müsse, und fordert zu Versuchen heraus, eine umfassendere Formel zu finden. Freilich will es meiner Meinung nach wenig bedeuten, wenn es sich etwa ergeben sollte, daß die Anhänger der Mendelschule in einzelnen Fällen den Gültigkeitsbereich der Spaltungsgesetze zu weit gezogen haben[2]). Weit wichtiger erscheint mir das Postulat, daß neben der Vererbung die Formneubildung eine Funktion der Fortpflanzung sein müsse, daß die Sexualität in jeder ihrer Formen ein bevorzugtes Mittel zur Schaffung neuer Fähigkeiten darstelle. Die Entdeckung der Gesetze, nach welchen der Bestand der den Arten eigenen Fähigkeiten verteilt werden kann, lenkt unseren Blick von der wichtigeren Frage, wie das gesamte Erbgut erworben ist, in allzu hohem Grade ab. Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen- und Tierwelt lehrt uns, daß wirklich Neues entstehen kann und entstehen muß[3]). Das Suchen nach solchem Neuen und weiter nach den Bedingungen, unter welchen es auftritt, bleibt nach wie vor die wichtigste Aufgabe der auf der Deszendenztheorie fußenden Biologie.

Doch kehren wir aus dem Gebiet der reinen Fiktion zu den der Beobachtung zugänglichen Tatsachen zurück. Die formverändernden Prozesse wurden oben als Kampfeserscheinungen aufgefaßt, und zur Stütze dieser Anschauung habe ich noch Material beizubringen. Denn der unsichtbare Kampf hat sichtbare Störungen im Betriebe der Pflanze zur Folge. Diese Störungen können sich erklären durch zeitweilige

---

[1]) Berlin. 1911. Leider konnte ich dieses vortreffliche Buch, das zugleich eine Einführung in ein nicht eben leicht übersichtliches Gebiet und eine ausgezeichnete Streitschrift darstellt, nur noch für die Korrekturen dieser Arbeit benutzen.

[2]) J. Groß hat (l. c.) gegen die Ausdehnung der Spaltungsgesetze auf Fälle, die sich anderweit leichter und nach seiner Ansicht richtiger erklären lassen, Widerspruch erhoben.

[3]) Nach Baur (l. c. S. 197) sind die bisher bekannten Mutationen, die hier in erster Linie Beachtung verdienen, meist, „wenn nicht überhaupt alle," Verlustmutationen. Über einen Gewinn an Erbeinheiten scheint nach Baur noch nichts sicheres bekannt zu sein.

Unfähigkeit zur Ausübung der normalen Funktionen seitens der Funktionäre. Nach Beendigung des Kampfes, also nach erfolgter Penetration, müßte dann wieder alles seinen gewohnten Gang gehen, vorausgesetzt, daß nicht durch Ausfall bestimmter Leistungen eine länger dauernde Gleichgewichtsstörung im Organismus eingetreten wäre. Da aber die Penetration zeitlich nur eine Phase der rasch-verlaufenden Keimzellenbildung sein kann, da sie sich in Regionen abspielt, deren Konnex mit dem Soma um diese Zeit soweit wie möglich gelöst ist, so erscheint mir die obige Annahme unwahrscheinlich. Wenn aber der Kampf und sein Resultat, die Penetration, wie ich vermutete, wirklich neues schafft, — denn ein verändertes ist eben ein neues Gen, — so ist es wohl denkbar, daß das neue ungeeignet ausfällt, zum mindesten ist seine Funktionstüchtigkeit noch unerprobt. Sollten sich hier Mängel herausstellen, so müssen sie sich auch äußerlich sichtbar machen können; ihre Beseitigung wird wohl durch allmähliche Akkomodation an die zu leistende Funktion erfolgen müssen. Wo diese nicht gelingt, dürfte früher oder später der Untergang eintreten.

In der Tat zeigen die Bastarde der Erophila vielfache Störungen, in der vegetativen wie in der generativen Sphäre. Betrachten wir zunächst die ersteren. Aus dem beobachteten Material greife ich als die am schärfsten definierbaren die Störungen an den Keimlingen heraus. Unter 846 Keimlingen verschiedener Erophila-Bastarde in F 2 waren 17 nur mit einem Kotyledo, vier mit zwei Plumulae versehen oder ohne solche; das macht 2,4% grobe Abnormitäten[1]). 228 Exemplare von F 3 gaben 5 derartige Abweichungen, also 2,1%. Unter den Zehntausenden von Keimlingen reiner Arten, die ich im Laufe der Jahre unter Händen gehabt habe, war nie eine solche Monstrosität beobachtet worden, ebensowenig unter den 154 Hybriden in der F 1-Generation. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die vegetative Störung erst mit F 2 zum Vorschein kommt, also auf Konto der Umwandlung des Kondominates in ein neues Definitivum gesetzt werden darf; wie viele Generationen zu ihrer völligen Überwindung erforderlich sind, bleibt zu ermitteln.

Die Abnormitäten selbst sind sehr sonderbar. Bei der Mehrzahl fehlt mit dem einen Kotyledo auch die Plumula vollständig, ja, es ist bei einigen nicht einmal Achse und Kotyledo deutlich geschieden. Manche bildeten später eine Laubknospe, dem Anschein nach adventiv, in Wahrheit doch wohl aus einer vorher äußerlich nicht sichtbaren normalen Anlage. Einige Exemplare trugen zwei Keimblätter, aber

---

[1]) Die Bastarde der beiden scaposae, E. cochleata und stricta, machten auch hier eine Ausnahme, indem sie bei 188 Individuen keine Abnormität zeigten; zieht man diese Hybriden ab, so bleiben für die übrigen Bastarde 3,2% Abnormitäten.

terminal auf der Achse; seitlich und unterhalb derselben fand sich bei zwei Individuen eine Gewebewucherung, bei einem dritten sogar zwei solche, aus welchen sich später Laubknospen bildeten, wie aus Wundkallus. Wo eine Plumula vorhanden oder rechtzeitig ergänzt worden war, kam es zur Bildung einer Blattrosette, die ebenfalls noch große Abnormitäten aufweisen konnte, aber normale Blüten produzierte; alle übrigen Keimlinge gingen nach wochenlangem Dahinvegetieren zugrunde. Über die Erblichkeit dieser Monstrositäten liegen noch keine Erfahrungen vor.

Von solchen Störungen, die sich erst später zeigten, erwähne ich nur Spaltung und einseitige Ausbildung der Stammknospe; auch die

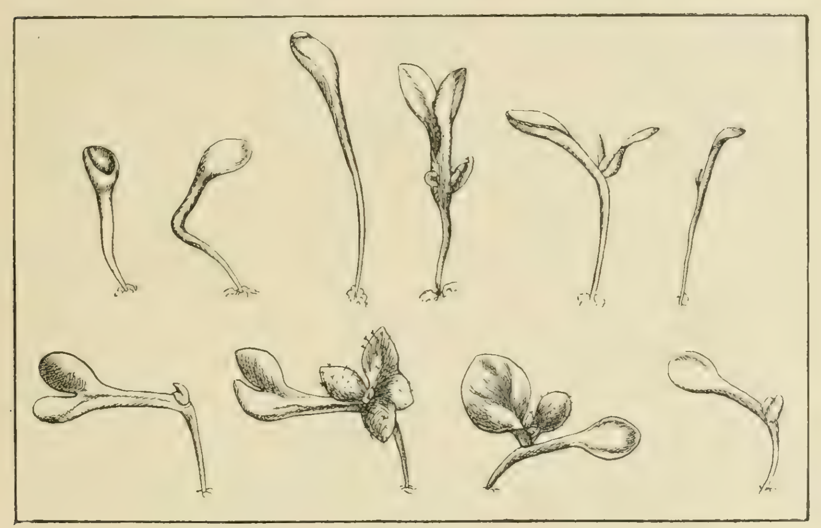


Fig. 12.

Bildungsabweichungen der Bastardabkömmlinge. In der Reihenfolge von links nach rechts: 1. E. cochleata × chlorina, 2. desgleichen, 3. 5. 6. E. cochleata × radians, Stamm r, 4. E. cochleata × chlorina, 7. und 8. stelligera × stricta, 9. E. cochleata × stelligera, 10. E. cochleata × radians. Vergrößerung 4.

Unfähigkeit die Blüte nachmittags zu schließen, die sehr auffallend an einer Pflanze hervortrat, gehört wohl noch in die vegetative Sphäre.

Von Störungen auf generativem Gebiet ist bereits mehrfach die Rede gewesen. Wenn sie, wie ich vermute, durch die Kontamination der unverträglichen Eigenschaftsträger verursacht werden, so müssen sie früher als die vegetativen Störungen, nämlich schon in den Sexualapparaten von F 1 manifest werden. Dies ist in der Tat der Fall. Während die Blüten in F 1, wie erwähnt, durchaus wohlgebildet sind und nur das Herrschen des Kondominates in ihrer intermediären Gestalt verraten, so sinkt ihre Fruchtbarkeit in der Mehrzahl der Kombi-

nationen auf etwa 1/4 herab. Nur die einander offenbar sehr nahestehenden Arten E. cochleata und stricta geben fast vollfruchtende Bastarde; dagegen ist E. stricta × elata fast vollständig steril.

In der besonderen Natur der Keimzellen ist es begründet, daß die Beeinträchtigungen des Generationsgeschäftes nicht auf F 1 beschränkt bleiben. Denn es handelt sich nicht nur um die Störungen, die den Gameten selbst anhaften, sondern auch noch darum, ob nicht die Vereinigung der Keimzellen neue Störungen involviert, die erst nach erfolgter Kopulation, d. h. in den Fortpflanzungserscheinungen der nächsten Generation, sichtbar werden können. F 2 wird also in bezug auf die Samenbildung, je nachdem, eine Vergrößerung oder eine Abnahme der Störung erkennen lassen müssen. Auch diese Überlegung findet in den Tatsachen ihre Bestätigung: die Bastardindividuen der F 2-Generation sind teils völlig unfruchtbar, teils fruchtbarer als ihre Eltern. Andere Umstände mögen dazu beitragen, diese merkwürdige Verschiedenheit zu akzentuieren; die besondere Empfindlichkeit des Generationsapparates für die ihn wirklich (nicht nur indirekt) treffenden Störungen mag dabei die Hauptrolle spielen.

Die großen Differenzen, welche die Individuen von F 2 inbezug auf ihre Fruchtbarkeit aufweisen, entscheiden über das fernere Schicksal einer Unzahl von Neubildungen. Die Individuen, deren beiderlei Gameten ungeschädigt und zu glatter Verbindung befähigt sind, überleben und sind in F 3 wieder von normaler Fruchtbarkeit; die anderen verschwinden.

Es erscheint mir von größter Bedeutung und mag deshalb noch einmal betont werden, daß die Kreuzungserfolge bei Erophila nur unter der Annahme erklärt werden konnten, daß die Eigenschaftsträger selbst eine essentielle Veränderung erfahren. Aber die Konstanz der Gene, so wertvoll sie der Biologie als Arbeitshypothese ist, kann ja keine absolute sein, denn sie verträgt sich nicht mit der Deszendenztheorie, ohne die wir doch nicht auskommen können.

Überblicken wir das gewonnene Tatsachenmaterial, so ergibt sich, daß konstante und durch mehr als ein Merkmal unterscheidbare Formen bei Erophila durch Kreuzung gebildet werden können. Diese neuen Formen tragen durchaus den Charakter elementarer Spezies, in dem Sinne, wie er bei Erophila realisiert ist. Und da sich eine andere Erklärung für die Existenz dieser spontanen Formen und besonders für ihr gemeinsames Vorkommen nicht finden ließ, da vielmehr die eingehendere Betrachtung der Verhältnisse allmähliche Variation oder plötzliche Mutation ebenso unwahrscheinlich machte, wie etwa die obendrein noch auf jene angewiesene Naturzüchtung, kurz, da alle anderen Versuche, die Entstehung der spontanen Kleinspezies von Erophila zu erklären, gescheitert sind, so glaube ich mich

berechtigt zu sagen: sie sind in gleicher Weise entstanden wie meine neuen Formen, durch Kreuzung. Die Vorbedingung dazu, die Übertragung von Pollen durch Insekten, ist offenbar eine seltene Erscheinung, aber es genügt auch, wenn unter Millionen von Blüten eine einzige mit fremdem Pollen belegt wird, um das Rätsel der Erophila zu lösen. Erophila besitzt ja florale Nektarien, und auch die Einschränkung ihres Blühens auf sonnige Vormittage — die Hauptflugzeit — deutet darauf hin, daß die Besuche der Insekten für die Hungerblümchen nicht ganz gleichgültig sind.

Doch ist es wohl grade die Seltenheit der Kreuzung, die dieser Erscheinung bei Erophila so besondere Folgen gibt. Nehmen wir einmal an, die Kreuzung erfolgte häufig, so würde, da die Hybriden zwei Generationen brauchen, um in neuer Gestalt konstant zu werden, das Gesamtbild einer regellos fluktuierenden Variation resultieren müssen. Freilich könnte die Untersuchung reiner Reihen den wahren Sachverhalt aufdecken, aber fraglich erscheint, ob bei häufigerem Eintreten der Kreuzung das Ausmaß der Variation das gleiche bliebe. Denn die Größe der Ausschläge ist ja, vielleicht neben anderen Faktoren, abhängig von dem Grade der Differenz zwischen den gekreuzten Formen, und eben diese würde bei häufigen Hybridisationen herabgesetzt werden.

Sind die teils noch am Entstehungsort vereinigten, teils schon weiter verbreiteten konstanten Formen der Erophila Bastarde, so wird man fragen dürfen, welches die ursprünglichen Stammarten sein mögen? Wir kennen sie nicht. Sie brauchen auch weder irgendwie kenntlich noch überhaupt noch vorhanden zu sein. Vielleicht waren es zwei extrem verschiedene Formen vom Wert Linnéscher Spezies, etwa eine kleinblütige, langschotige und eine großblütige, rundfrüchtige Art. Ich komme grade auf diese beiden Typen, weil, wie mir scheint, der erstere in Nordwesteuropa, der andere im östlichen Mittelmeergebiet (Syrien) vorherrscht, also an den Grenzen des Gesamtareals unserer Pflanze, die in Nordamerika nur eingeschleppt sein soll. Begegneten sich zwei derartige Arten irgendwo, so mußten sie in den sekularen Kampf eintreten, dem wir die Zertrümmerung der alten Spezies in zahlreiche Neubildungen verdanken.

Wenn wir in den konstanten Formen der Erophila hybride Reihen von nicht zu ermittelnder Herkunft sehen, die jederzeit und überall entstehen können, ja offenbar zum großen Teil erst am Fundort entstanden sind, so hat es gar keinen Zweck mehr, sie der üblichen Speziesbeschreibung zu unterwerfen oder zu benennen. An verschiedenen Lokalitäten wird man freilich mehr oder minder übereinstimmende Formen finden; die Identifizierung nach vorliegenden Beschreibungen oder Abbildungen muß aber im allgemeinen vergeb-

liches Bemühen bleiben, und selbst wenn zwei Sorten formgleich wären, so brauchten sie darum noch gar nicht sonderlich nahe verwandt zu sein. Erophila ist kein Objekt für die inventarisierende Botanik.

Ob unter den elementaren Spezies anderer Gattungen sich solche befinden, die, wie die Hungerblümchen, hybriden Ursprunges sind, entzieht sich noch meiner Beurteilung. Man wird aber wohl gut tun, die Kleinspezies, soweit sie synökisch sind, daraufhin einmal anzusehen[1]).

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, Mai 1911.

---

[1]) So fand schon C. H. Ostenfeld (Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre III, Heft 4, 1910), daß die von ihm erzeugten Hieracium-Bastarde (in F 1) polymorph und konstant sind, sich also wie reine Spezies verhalten. Der Autor schreibt der bei seinen Hieracien herrschenden Apogamie bestimmenden Einfluß auf das Eintreten der Konstanz zu; Erophila lehrt, daß auch Autogamie ausreicht die neuen Biotypen zu fixieren.

Der „Einführung" E. Baurs entnehme ich noch folgende, unser Thema betreffenden Notizen. Die beiden reziproken Bastarde zwischen Antirrhinum majus und molle, die Baur studierte, sind in F 1 leidlich conform (— daß sie es nicht vollständig sind, erklärt sich daraus, daß von A. molle keine reinen Gameten zu erhalten sind, da diese Art vollständig autosteril ist). In F 2 spalten die beiden Bastarde in so viele differente Typen auf, wie Individuen vorliegen. Baur nimmt hier Mendelsche Spaltung an; ob das Verhalten von F 3 die Annahme berechtigt erscheinen läßt, ist aus dem Mitgeteilten nicht zu ersehen. Ein ähnliches Resultat ergaben noch unveröffentlichte Untersuchungen von G. Wichler (Baur l. c. S. 216) über den Bastard von Dianthus Armeria und deltoides; auch hier scheint zur Zeit F 3 noch nicht vorzuliegen. Vielleicht besteht in beiden Fällen völlige Übereinstimmung mit Erophila. Nach der von Baur vertretenen Presence-Absence-Theorie sind die F 2-Individuen Homozygoten und in ihrer Deszendenz konstant, wenn ihre Charaktere auf dem Fehlen der in Frage kommenden Erbeinheiten beruhen (S. 249). Träfe dies für alle die differenten Bastardabkömmlinge von Antirrhinum majus × molle, Dianthus Armeria × deltoides und meiner Erophilae zu, so bedeuteten ihre hybriden Mutationsperioden oder Aufspaltungen eine Massenausschaltung von Faktoren des Erbgutes, und wir dürften mit Recht fragen, ob der Rest noch zur Formbestimmung ausreicht?

Nicht weiter begründet ist die Bemerkung Baurs (l. c. S. 116): „Besonders die kleinen morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen wilden „Elementararten" einer „Großart" (Draba verna z. B.) beruhen sehr häufig auf einer großen Zahl selbständig mendelnder Erbeinheiten". Nach dem beigegebenen Literaturverzeichnis scheint der Autor sein Urteil auf meine erwähnte vorläufige Mitteilung über die Erophila-Bastarde gegründet zu haben.

# Tafelerklärung.

---

### Tafel V.

Figur 1—4. Gleichalterige Primärrosetten von Erophila radians, stelligera, elata und stricta; natürliche Größe.

Figur 5. Habitusbild der Erophila tarda zu Beginn ihrer Blüte; natürliche Größe.

### Tafel VI.

Figur 1 u. 2. Erophila cochleata und elata.

Figur 3 u. 4. Zwei Bastarde der vorigen aus der F 2-Generation, Geschwisterpflanzen, von welchen die eine breitere, die andere schmälere Blätter hat als beide Stammpflanzen. Vergrößerung.

Figur 5. Junges Pflänzchen von Erophila stricta.

Figur 6. Desgl. von E. patens. Vergrößerung.

### Tafel VII.

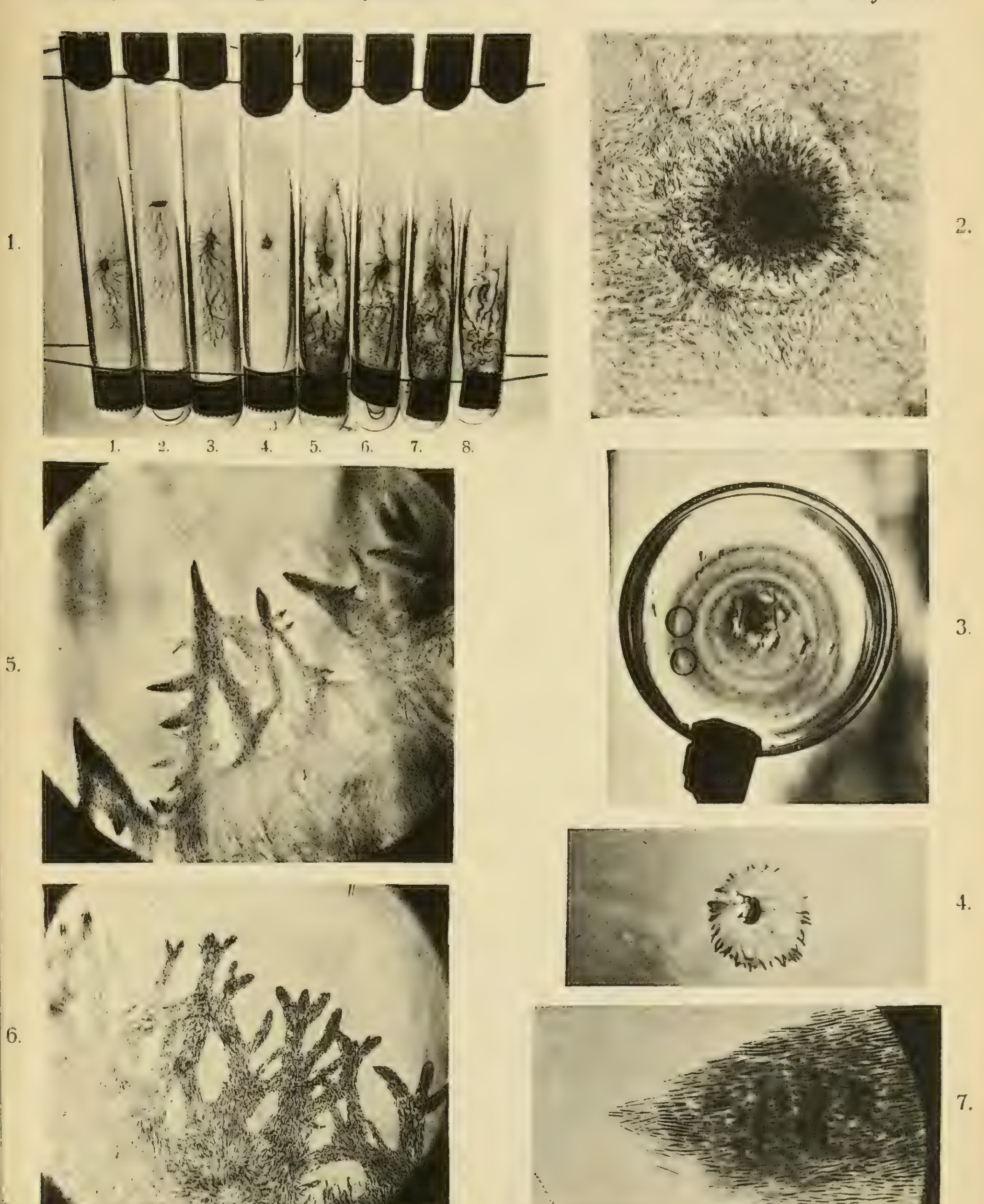
Oben. Erophila cochleata (links) und E. radians, darunter eine Auswahl von Bastarden E. cochleata $\times$ radians in F 2.

### Tafel VIII.

Weitere Individuen des Bastardes E. cochleata $\times$ radians in F 2; $\alpha'$ und $\beta'$ stammen aus einer anderen Kreuzung derselben Arten. Doppelte Größe.

---





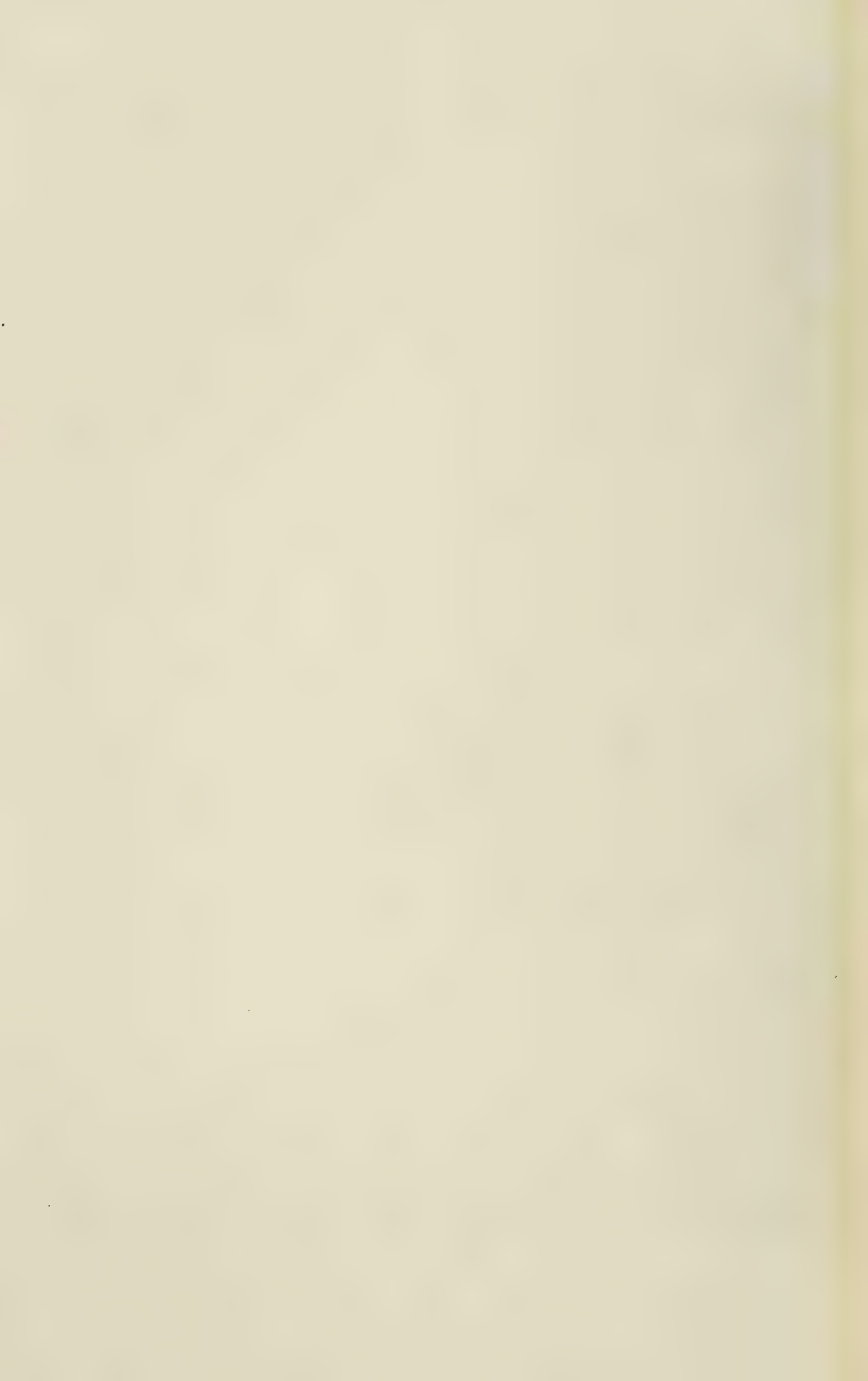

Th. Meinhold phot.

Geliefert von Meisenbach Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.






F. Rosen phot. Photogravure Meisenbach Riffarth & Co., Berlin-Schöneberg.





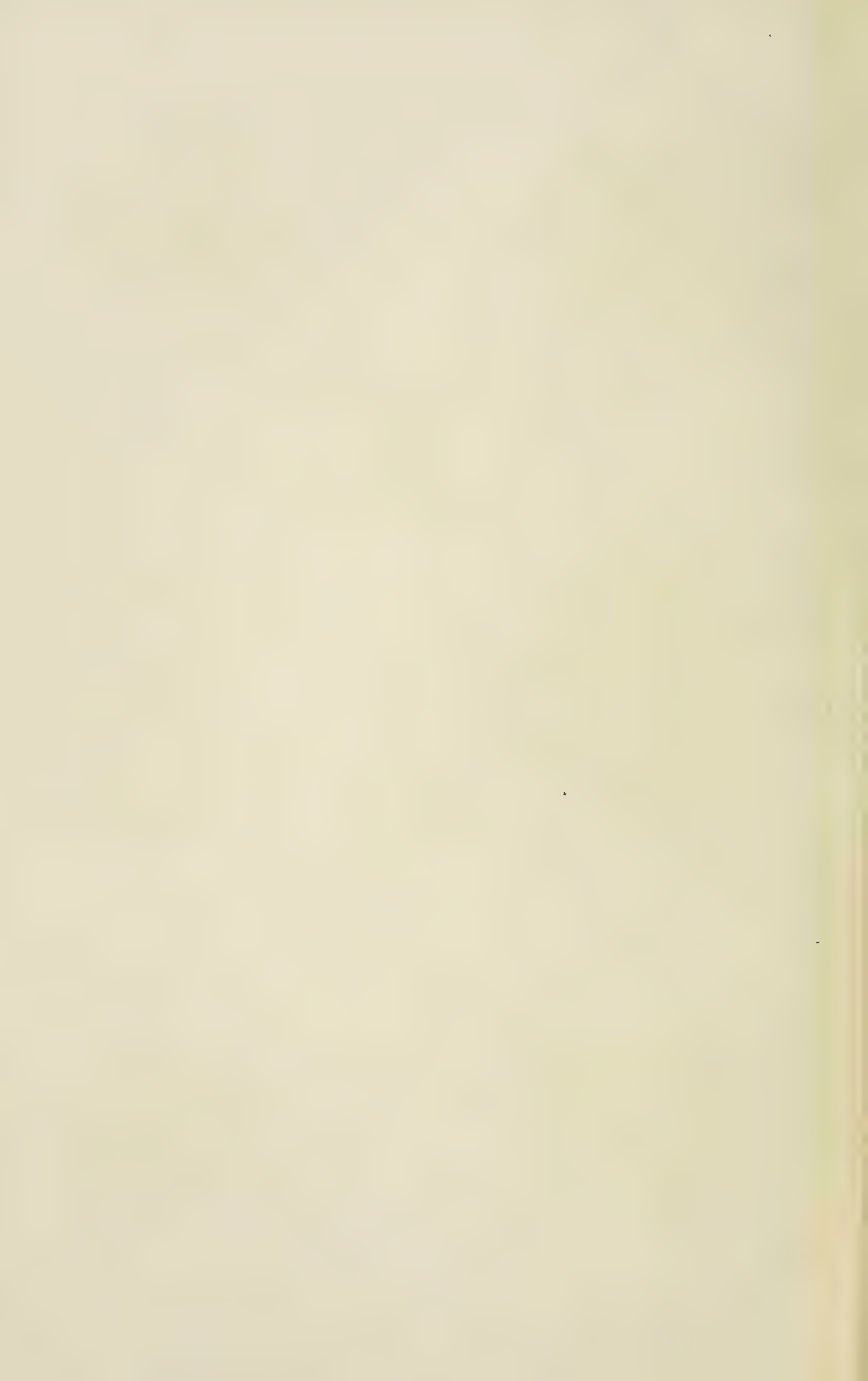

F. Rosen phot.

Photogravure Meisenbach Riffarth & Co., Berlin=Schöneberg.






Nach Aquarellen von H. Dyhrenfurth. Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig






Nach Aquarellen von H. Dyhrenfurth.

Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

